دكتور
محمد نصر الدين مسعد هلالى

وظائف أعضاء النبات

فسيولوجيا النبات

المنظمات الحيوية النباتية

الأنزيمات - مواد النمو والتزهير - الفيتامينات



الناشر: المكتبة العصرية

وظائف أعضاء النبات

(فسيولوجيا النبات)

الجزء الثالث

المنظمات الحيوية النباتية

تأليف

دكتور

محمد نصر الدين سعد [illegible]

أستاذ فسيولوجيا النبات

كلية الزراعة - جامعة المنصورة

الناشر

الطبعة الأولى

الناشر: المكتبة العصرية للنشر و التوزيع.
المنصورة: المشاية السفلية - برج المعمورة.
هاتف: 2948040 50 20+ - 2200341 50 20+
موبايل: ٠٠٢٠١١١٩٠٠٩٠٠٥
فاكس: 2355055 50 20+ رقم بريدي: 35111
بريد الكتروني: m_bindary@yahoo.com

اسم الكتاب: المنظمات الحيوية النباتية الانزيمات-مواد النموو التزهير-الفيتامينات
المؤلف: د/محمد نصر
الطبعة الأولي : ٢٠١٥
رقم الإيداع بدار الكتب: ٢٠٥٨٠
I.S.B.N : 978-977-410-319-2

بسم الله الرحمن الرحيم

﴿ و هُوَ الَّذِيَ أَنزَلَ مِنَ السَّمَاء مَاء فَأَخْرَجْنَا بِهِ نَبَاتَ كُلِّ شَيْءٍ فَأَخْرَجْنَا
مِنْهُ خَضِرًا نُّخْرِجُ مِنْهُ حَبًّا مُّتَرَاكِبًا وَمِنَ النَّخْلِ مِن طَلْعِهَا قِنْوَانٌ دَانِيَةٌ وَجَنَّاتٍ
مِّنْ أَعْنَابٍ وَالزَّيْتُونَ وَالرُّمَّانَ مُشْتَبِهًا وَغَيْرَ مُتَشَابِهٍ انظُرُواْ إِلِى ثَمَرِهِ إِذَا أَثْمَرَ
وَيَنْعِهِ إِنَّ فِي ذَلِكُمْ لآيَاتٍ لِّقَوْمٍ يُؤْمِنُونَ ﴾

(سورة الأنعام)

صدق الله العظيم

المحتويات The Contents

المقدمة العامة لكتاب علم وظائف أعضاء النبات

بسم الله الرحمن الرحيم

الحمد لله والصلاة والسلام على رسول الله ، محمد بن عبد الله ، وعلى آله وصحبه وسلم ومن والاه

وبعد . .

قال المبعوث رحمة للعالمين ، معلما للبشرية كلها ومرشدا " من سُئل عن علمٍ فكتمه أُلجم يومَ القيامة بلجامٍ من نار " رواه أبو داود والترمذى .

وحين وقع مَغزى الحديث فى قلبى ، صار صوت العقل والضمير يدفع هوى نفسى دفعا نحو تطبيق روح الحديث الشريف ، راجيا أن ألقى الله تعالى ، وقد أكتملت من تدوين ما وهبنى الله تعالى من فضل علم ، وإسترعالى عليه، حتى ينتفع به عموم الناس ، المختصين منهم أو المشتغلين بعلومه وفنونه. ورغم ذلك، فقد سكن القلق فى صدرى ، رغم العمر المديد فى الإشتغال به من القراءة والإطلاع والتدريس ، ورغم التحليل الطويل فى مجالاته البحثية ، والتنقيب عن أسراره. كما طاح طوفان المشاعر عندى بكل أساسيات التفكير السليم ، رغم ثقتى الكبيرة فى الله، ثم فى نفسى، التى أودعها الله مكنون جنباتى. ولم لا ؟ والكتابة فى هذا المجال من أعظم المسئوليات . فالكتابة هنا لا تعتمد على خيال علمى، أو سرد تحليلى ، أو نقل تصريفي أو تحويرى ، كما لا تعتمد على أسلوب إنشائى، أو تعبير مجازى، أو ترجمة نصية ، أو حقائق ونظريات حرفية . بل يحكم الكتابة هنا الأمانة العلمية الفائقة ، والهمة العالية، والنفس التواقة، والروح الوثابة، والعين اللمّاحة ، فالتعامل هنا مع كائن حى معجز، يعتمد محاولة فهم سلوكه ونموه ، على نظريات مكتشفة متجددة، وحقائق معتقدة متغيرة ، يحتاج تحليلها إلى عقل راجح ، يفصل بين ما هو صالح وطالح ، كما يحتاج إلى نفس مطمئنة ، وشخصية هاوية محبة ، وفوق ذلك كله، يحتاج إلى ضمير حى، تربى على إحترام العلم وتقديره ، وتقديس أهدافه ، وتعظيم تقوى واهبة، وصدق الله حيث يقول :﴿ ... وَاتَّقُوا اللَّهَ وَيُعَلِّمُكُمُ اللَّهُ وَاللَّهُ بِكُلِّ شَيْءٍ عَلِيمٌ ﴾ [البقرة ٢٨٢] .

وحين استقرت النفس وهدأت ، استيقظت ذات صباح ، على ضجة وصياح ، فوجدت هوى النفس ، وقد تعلق بالرجاء ، والعقل وقد توقد ، والهمة قد علت وتلألأت ، وصيحات الضمير ، لنداء العقل ، قد إستجابت وتعانقت، فإطمأن الفؤاد وإرتاح ، وعرف القلم، وهو مفتاح القلب، سبيل الخلاص ، فآلت النفس، بحول الله وقوته ، على أن تعكف على كتابة هذا الكتاب، حتى يظهر من مكنون السريرة، ويخرج إلى النور على بصيرة . ورغم ما فى الصدر من قلق، فقد ترامى إلىّ من بعيد، أن أجتهد فيه قدر الطاقة ، فلا يكلف الله نفسا إلا وسعها . وحفزنى على ذلك حق وطنى تجاه نفسى ، وتشجيع أساتذتى الأفاضل، ودفع زملائى الأعزاء ، من الباحثين الشبّان بآرائهم ، وواجبى تجاه طلابى وتلامذتى بإستفساراتهم ، خاصة وقد قمت بالتدريس فى هذا المجال مدة جاوزت الثلاثين عاماً بالكثير من الجامعات المصرية والعربية ، وخلال هذه المدة قمت بالتطوير والتنقيح، ثم بالتمحيص والتصويب لكل متاح . فإلى هؤلاء جميعا أدين بالفضل والعرفان ، حيث جعلوا منى أستاذاً، ومن المستحيل ممكنا .

وعلى ذلك، فقد قمت بإعمال الفكر قدر الطاقة ، والبحث والإطلاع فى أحدث المراجع العلمية، ثم متابعة القوانين والنظريات الجديدة، التى حاولت تفسير سنن الله ثابتة ، لا تجد لها تبديلا ولا تحويلا . وحيثما إستقر ذلك كله فى الوجدان، قمت بالكتابة والتجويد ، حتى خرج الكتاب، بفضل الله تعالى، إلى حيز الوجود، بهذه الصورة ، التى أرجو أن تكون مرجعا متكاملاً فى محتوياته، بسيطا فى عرضه ، واضحا جليا فى أسلوبه ، ممتعا ومفيدا فى قراءته وفهمه، محققا للقصد، مساهما به للمكتبة العربية، كخطوة فى طريق النهضة العربية الحديثة ، ومهدياً إياه لجميع طلاب العلم ، والعلماء الشبان، فى مجال لا أنكر أنه وعر، وفيه اعجاز منقعر ، ولكنه أهم المجالات التى يرتكز عليه علوم النبات، بل وعمودها الفقرى ، ألا وهو مجال فسيولوجيا النبات .

وترجع أهمية علم فسيولوجيا النبات، أو علم وظائف أعضاء النبات، إلى كونه علم يستهدف حياة الناس، وأنشطتهم، وإقتصادياتهم . فهو يبحث فى كيف يحيا النبات ؟ وكيف ينمو ؟ وكيف يسلك ؟ وكيف يؤدى وظائفه الحيوية المختلفة بكفاءة ونشاط ؟ وجميعها مباحث تهدف إلى معرفة كيفية تعظيم إنتاجية النبات، والمحافظة على صحته، من أجل الإنسان وحيواناته . فالنبات هو الكائن الحى الوحيد ذو التغذية الذاتية ، القادر على التخليق الضوئى . فهو إذن ، المسئول عن إستدامة الحياة ، على سطح الأرض ،

بتركيبه المعجز الخلاق ، البالغ التعقيد والبالغ التنظيم فى ذات الوقت . ويمكن تصور ذلك ، إذا علم أن عدد المركبات العضوية المعروفة التى تدخل فى تركيب أبسط الخلايا البكتيرية ، قد قدرت بحوالى ٥٠٠٠ مركب عضوى ، منها ١٠٠٠ نوع مختلف ، إضافة إلى ٣٠٠٠ نوع من البروتينات ، و ١٠٠٠ نوع من الأحماض النووية . ومن الطبيعى أن تزداد أعداد هذه المركبات ، وتتباين ، مع زيادة درجة التعقيد التركيبى ، كما يشاهد فى النباتات الراقية . وجميع هذه المركبات تتخلق بنظام دقيق ومحكم ، وتتواجد داخل الخلايا فى حالة إتزان ديناميكى مبدع ، طبقا لظروف الوسط البيئى الذى تعيش فيه. ويحدد ذلك، ويتحكم فيه، نواميس وسنن ثابتة ، حاول البعض فهمها ، بنظريات وقوانين متباينة .

فعالم النبات الراقى ، وهو حديث الكتاب الذى بين أيدينا، عالم خلاب ، ذو تنوع هائل ، بفصائله وأجناسه ، وأنواعه ، فريد فى أنماطه وسلالاته ، مع إختلاف بيئاته وإقتصادياته ، جميل ومبدع فى صفاته وأشكاله، متباين فى خواصه، معجز فى تركيبه وأوصافه ، مُحيِّر فى مكنوناته ومكوناته ، رائع فى سلوكه وتحوراته ، يستهوى الناظر ، ويسر الخاطر . يهدئ النفس بسلوكه وروعته وبهائه، و يأسر القلب لنقائه وصفائه ، ويغذى الروح ، والنفس المطمئنة ، لتسبيحه الدائم وطهارته . يعالج النفس الناظرة ويقويها ، وينقى روح المشتاق الهاوية ويزكيها ، وتطمئن به قلوب كل نفس حائرة وتهديها ، وتلبى لكل إنسان إحتياجاته وطموحاته ، وإن تباينت. فترجع نفسه، بعد سعيها اليه ، راضية مرضية، وإن إختلفت . ولِم لا ؟ وقد خلقه الله تعالى، وأوجده على الأرض قبل أن تطأها قدم إنسان أو حافر حيوان، فهو كالماء، أصل الحياة كلها ، سخره الله تعالى للإنسان والحيوان ، فجعل منه حبا ونباتا، وجنات ألفافا ، وبدونه تنعدم الحياة ، فهو سبيل لنقاء البيئة وطهارتها ، وهو مستودع للطاقة ، وطعام للبدن ، وكساء للجسد، وراحة للنفس، ودواء للمرض ، ومنبه للعقل ، ومسكن للألم ، ومأوى للعيش، وبيت للسكن. وهو مصدر للخيرات كلها، فمنه يضع الأثاث والمتاع ، واليه يسعى الإنسان ، كما يأوى إليه الحيوان . وهبه الله تعالى جمالا يفوق كل جمال ، لا يحده وصف أو خيال، تلهب وتلهم مشاعر المبدعين ، وتحيِّر عقل المفكرين ، وتحفِّز همم الباحثين ، فيكتشف كل يوم جديد من مكوناته ، وسر من أسرار مكنوناته .

وإذا كانت السنوات الأخيرة ، قد شهدت ثورة معلوماتية هائلة ، لم تشهدها حياة الإنسان من قبل ، وخاصة فى العلوم التجريبية ، حيث كثر فيها إكتشاف وتطوير نظريات وآراء علمية ، أمكن إستخدامها وتطبيقها على الأجسام والمواد، وفسر بها كيفية إستمرارية الكون بهذه الصورة البديعة الخلاقة . فإن تطبيق مثل هذه الحقائق والنظريات ، على الكائنات الحية المعجزة، كالنبات، لابد وأن تحتاج إلى مزيد من التفكر والتدبر لإختلاف طبيعتها ، وطبيعة الحياة فيها ، عن الأجسام والمواد، رغم تشابه السلوك " فما من شىء إلا يسبح بحمده سبحانه ، ولكننا نعجز عن فهم ذلك . فسلوك النبات ، ونموه ، يختلف بإختلاف الظروف البيئية المحيطة ، كما يختلف باختلاف التركيب الوراثى المكنون بالخلية . كما أن إتزان التفاعلات الحيوية ، به هو إتزان ديناميكى دائم ، تحدده ظروف الخلية الحية . وهو ما يخالف اتزان تفاعلات الأجسام والمواد . ومن هنا تأتى الصعوبة فى كيفية تطبيق قوانين ونظريات المواد ، رغم أهميتها ، على النبات بصفة كاملة، دون إعمال الفكر، أو إعتبارها صحيحة تماماً ، ولكنها تعطى تفسيرات أقرب ما تكون للحقيقة ، لظاهرة حيوية ما ، دون غيرها ، فالروح هنا من أمر ربى.

هذا . . وقد ثبت ، رغم التنوع الهائل فى أنواع وأجناس النباتات، أن جميع العمليات الفسيولوجية، فى جميع أفراد عالم النبات . تتشابه إلى حد كبير ، أو هكذا تشاهد ، فى مختلف بيئات النمو . وتعتمد هذه العمليات، فى مجموعها، على أسس علمية واحدة ، وهى التى تتحكم فى تغذيته ، ونموه ، وإنتاجيته . فإذا فهم ذلك ، مع إعمال الفكر، وإمعان العقل، قاد ، بدون شك ، إلى الإيمان بوحدانية الإعتقاد فى خالقها . وكلما زاد الفكر عمقا وإمعاناً ، فتح العقل مجالا أوسع، وأرحب، لمزيد من التفكر والتدبر ، لفهم العلاقات المتبادلة بين العمليات الفسيولوجية المختلفة وتفسيرها، فى حدود التراكيب الوراثية والبيئية المحيطة ، كما أمكن تفسير ظواهرها، وقوانينها، وفهم نواميس ونظريات تأثيرها، أو الوقوف عند آليات تفاعلاتها الحيوية ومدلولاتهـــا **﴿ ولن تجد لسنة الله تبديلا أو تحويلا ﴾.**

ومن هنا أيضا ، تأتى أهمية الدراسة، فى إمكانية وضع الخطة، التى يمكن بها، توظيف جملة هذه المعارف، لتنظيم وتحقيق أقصى ما يسمح به التركيب الوراثى للنبات من إنتاجية ممكنة . وهو أمر ذو علاقة مباشرة بزيادة دخل المنتج، وتحقيق

طموحاته، وإحتياجاته، كل بإختلاف إهتماماته. وهو ما يشاهد من إمكانية البعض من تعظيم إنتاجيه محاصيل الغذاء من الحبوب والبقول، أو محاصيل الكساء والألياف، أو محاصيل السكر، وإهتمام آخرون بتعظيم إنتاجية الأخشاب، و منتجات الغابات، وإختصاص آخرون ببساتين الفاكهة والخضر والزينة، وإحتكار البعض للنباتات الطبية والعطرية ، ومستخلصاتها ، ومعرفة أسرارها . وإحتراف آخرون بإنتاج النباتات المنبهة والمسكنة، وتخصص غيرهم فى إنتاج النباتات المخدرة، وكيفية التعامل معها فى إنتاج العقاقير الطبية وغيرها. بل وأصبح هذا التخصص، مع التقدم العلمى الآن، على مستوى النبات الواحد. وهو إختصاص لا يتأتى إلا بالعلم، وبالعلم وحده ﴿ وهَلْ يَسْتَوِي الَّذِينَ يَعْلَمُونَ وَالَّذِينَ لَا يَعْلَمُونَ ﴾ . ولهذا ، حث رسول الله على تعلم العلم وتعليمه ، فى الأمة المسلمة ، حتى تسود على غيرها من الأمم ، حيث قال: تعلموا العلم، فإن تعلمه لله خشية ، وطلبه عبادة ، ومذاكرته تسبيح، والبحث عنه جهاد، وتعلمه لم لا يعلم صدقة، وبذله لأهله قربة . نفع الله تعالى بهذا الكتاب كل متطلع للمعرفة .

والكتاب ، الذى بين يدى القارئ الكريم ، يشمل على تسعة أجزاء هى بترتيب ظهورها :

١- مبادئ وأسس علم وظائف أعضاء النبات .
٢- الجزيئات الحيوية وتحولاتها الغذائية .
٣- المنظمات الحيوية النباتية (الإنزيمات - هرمونات النمو والإزهار - الفيتامينات) .
٤- البيئة الفسيولوجية .
٥- تغذية النبات .
٦- علاقة النبات بالماء .
٧- الخلية النباتية .
٨- دورة حياة النبات (البذور والإنبات - النمو الخضرى - الإزهار والإثمار) .
٩- فسيولوجيا الإجهاد .

وقد إختص الجزء الأول ، من هذا الكتاب ، بطلاب المرحلة الأولى للجامعات، بينما جاءت الأجزاء التالية أكثر تخصصا. وروعى فى كتابة هذه الأجزاء جميعها ، أن تأتى فى المستوى العلمى المطلوب، حتى يستفيد منها الزملاء الباحثين، من العلماء الشبان، وطلاب الدراسات العليا، أو القارئين المهتمين بالإنتاج النباتى ، واستخدم فى الكتابة ، الأسلوب السهل البسيط، والجملة المستقيمة المعبَرة ، البعيدة عن التعقيد، والمصطلحات المستغربة ، مع تميز العبارة بالوضوح بمكان، ومن اليسر بمقدار ، حتى يشعر الدارس والقارئ، على السواء، بالإستمتاع دون ملل، والشغف دون كلل . كما روعى فى المنهج المتبع غزارة المادة العلمية ، وعمق الفكرة ، لإيضاح المقصود. والتدرج فى الشرح والتحليل، مع ذكر الحقائق والنظريات العلمية، التى أعتمد عليها ، فى تفسير الظاهرة الفسيولوجية محل الدراسة . وقد تم ذلك بأمانة علمية وبموضوعية ، معتمدا على أوثق المصادر العلمية وأصدقها ، ناصحا القارئ الكريم بالإلمام الكاف بعلوم تركيب النبات ، ليتبين كيف يتلاءم التركيب مع الوظيفة ، وفيزياء الكم والحرارة ، بإعتبارها أحد أشكال الطاقة، لتفهم آليات إمتصاصها وإنتقالها وتفسير ميكانيكية تخليقها ، والكيمياء الحيوية النباتية، وأساسيات الحركة، لتفسير آليات التفاعل .

وإستكمالاً لتحقيق هدف الكتاب، وسدا لثغرة عامة فى نطاق مفهوم فسيولوجيا النبات، فقد ذيل الكتاب بملاحق خاصة، إختصت بالمعلومات الأساسية فى نظام وحدات القياس العالمية، وقائمة الحروف المختصرة، ومعانى المصطلحات العلمية المستخدمة، ثم بالمراجع المعتمد عليها .

ولما كان الفضل ينبغى أن ينسب لأهله وذويه ، فإنى أتوجه بخالص الشكر والتقدير ، إلى كل من قام على نشأتى ، ورعايتى ، وتعليمى ، أو ساهم فى بناء شخصيتى، أو قدم يد المساعدة بالتوجيه ، والنصح ، والإرشاد من أسرتى، وأساتذتى، و زملائى، وطلابى، فهى إسهامات لا تقدر بثمن . أدعو الله تعالى أن يتغمد برحمته من قضى نحبه، وأن يشملنا بالرحمة إذا صرنا إلى ما صاروا اليه ، كما أدعوه عز وجل أن يديم نعمة الصحة والعافية لمن ينتظر . وأخص بالشكر هنا – بعد الله تعالى – والداىَ ، رحمهما الله ، فإن جوهر ما فى هذا الكتاب ليس إلا ثمرة لغرسهما الباكر ، ثم لبنا أن فارقا ﴿ رَّبِّ ارْحَمْهُمَا كَمَا رَبَّيَانِي صَغِيرًا ﴾ كما أخص بالعرفان والتقدير

أستاذى الفاضل د. سعيد زغلول أستاذ فسيولوجيا النبات بكلية الزراعة جامعة القاهرة الأسبق والخبير الدولى فى مجال البيئة الفسيولوجية ، لتفضله بتقديم النصيحة ، والتوجيه ، والإرشاد ، خلال إعداد وتأليف هذا الكتاب ، فهو أمير بنسبه وعروبته ، وقامة بثقافته وعلمه ، وعَلَم بشهامته وسمو أخلاقه، أسبغ الله عليه نعمة ظاهرة وباطنه ، ومتعة بالصحة الوافرة ، والعافية السابغة.

أرجو أن أكون قد أصبت جانبا من التوفيق فى هذا العمل ، وأن يشارك الكتاب ، بأجزائه التسعة ، فى وضع إسهامات متواضعة ، فى مجال فسيولوجيا النبات ، مضيفا إلى المكتبة العربية ما ينقصها من علم ينتفع به ، سائلا الله عز وجل أن يتقبل منى هذا العمل، إبتغاء وجهه الكريم، ومرحبا بأية إقتراحات ، أو ملاحظات، أو إسهامات بناءة ، يكون من شأنها الإرتقاء بمستوى الكتاب، وإستجلاب النفع لعموم الناس وخاصتهم. فخير الناس أنفعهم للناس ﴿ **ربنا لَا تَجْعَلْ فِي قُلُوبِنَا غِلًّا لِلَّذِينَ آمَنُوا رَبَّنَا إِنَّكَ رَءُوفٌ رَحِيمٌ** ﴾.

والله من وراء القصد ، ،

المؤلف

مقدمة هذا الجزء من الكتاب
(الجزء الثالث : المنظمات الحيوية النباتية)

بسم الله الرحمن الرحيم

الحمد لله والصلاة والسلام على رسول الله

وبعد . . .

فبين يدى القارئ الكريم ، الجزء الثالث من كتاب فسيولوجيا النبات ، والمعنون " بالمنظمات الحيوية النباتية " . وقد أختص هذا الجزء بعرض ، ومناقشة ، وتحليل ، مجموعة من العوامل ، والمؤثرات الكيموحيوية Biochemical agencies، التى تفرزها بعض خلايا ، وأنسجة ، نباتات المملكة النباتية ، بكميات محدودة للغاية . ورغم ذلك ، فإنها تتحكم فى تنظيم كافة العلميات الفسيولوجية ، التى يقوم بها النبات . فسلوك النبات ، ونموه ، وتحولاته الغذائية ، من بناء وهدم ، وتكاثره وإنتاجيته ، وغيرها من العمليات ، تحدث تحت عناية ورعاية هذه المؤثرات ، وتتحكم فى سلوكهاس، وتنظم مساراتها . وتفرز مكونات هذه المجموعة ، من المنظمات الحيوية ، بتركيز دقيق ، محكم للغاية ، وتعمل ، حيث تأثيرها ، بتوازن بالغ التنظيم ، وتشترك وتتعاون بإنسجام تام ، وتؤثر بآليات بالغة التعقيد ، فتظُهر النبات بالجمال الظاهر ، والبهاء الخلاق المحيّر . ولكل مكون من مكونات هذه المجموعة المنظمة ، أثره الفسيولوجى الواضح ، فى حياة النبات ، وتنظيم نموه وتكاثره . وعادة يتم التنظيم بالتنشيط المقيد ، أو بالتثبيط المحدد ، لأى من العمليات الفسيولوجية . ومن الطبيعى أن يتعاظم الدور الذى تلعبه هذه المكونات فى حياة النبات ، كلما زاد درجة التعقيد التركيبى ، للنبات واختلفت أشكاله و طرزه الوراثية ، خاصة بين أصنافه وأنواعه ، فلكلٍ نموه المميز المعجز ، وتركيبه الخلاق المبدع والمحيّر .

وبالرغم من أن هناك مركبات عديدة ، يمكن إعتبارها مواد منظمة لسلوك النبات ونموه ، كما يمكنها تنظيم وظائف خلاياه ، وأنسجته ، وأعضائه ، وتحولاتها الغذائية ، كوجود عناصر معدنية خاصة ، أو تراكم بعضٍ من نواتج التفاعل ، أو زيادة

ثانى أكسيد الكربون ، الناتج عن زيادة معدل التنفس ، عن معدل إستهلاكه ، فى التخليق الضوئى ، أو غيرها من المركبات . وهى عوامل تؤثر ، بدون شك ، على معدل سير التفاعلات الحيوية ، وكفاءة أدائها ، إلا أن هناك إتفاقاً عاماً ، بين معظم الباحثين ، على تقسيم المنظمات الكيموحيوية Biochemical Regulators ، الموجودة فى النبات ، إلى ثلاثة أقسام فعالّة رئيسية ، وهى الإنزيمات Enzymes ، وهى أكبر مجموعة من هذه المكونات الثلاث ، ثم الهرمونات Hormones ، ثم الفيتامينات Vitamins . والأخيرة أقلها عدداً ، وهى تتميز بطبيعة بروتينية ، ووزن جزيئ مرتفع .

ومن الجدير بالذكر ، أن العديد من أفراد هذه الأقسام الثلاثة ، كانت معروفة لدى القدماء ، من الرواد العرب ، وهم أول من اكتشفوها ، وعرفوا أسرارها ، وقاموا بحفظها فى كنوز المعرفة العلمية ، وقد استولى مفكرى الغرب على هذه الكنوز ، عندما أفلت الحضارة العربية ، فترجموها ، وطوّروا ما فيها ، ونشأت عليها نهضتهم العلمية ، ثم دونوها ونسبوا ما فيها إليهم ، ثم تصارعوا فيما بينهم ، واستبعدوا من مدوانتهم أسماء الرواد العرب ، الذين نقلوا وتناقلوا عنهم . فقد أشارت المراجع الأجنبية ، دونما إشارة للعلماء العرب ومجهوداتهم ، أن الإنزيمات عوامل مساعدة عضوية حيوية ، وأن Berzilius عام 1936 م هو من أثبت وجودها على غير الحقيقة ، وأن Willy Kühne هو الذى أطلق عليها هذا الإسم ، أى من الخميرة ، ووظيفتها هو خفض قيمة طاقة التنشيط اللازمة للتفاعل الكيماوى ، وهى متخصصة بدرجة أو بأخرى . وهى حقائق دونتها الحضارة العربية من قبل . أما الهرمونات النباتية (الأوكسينات – الجبريلينات – السيتوكينينات – حمض الأبسبسيك – الإيثلين– وهرمونات الإزهار) فقد أطلق عليها Bryliss and Starling عام 1902 إسم الإشارات أو الرسل الكيماوية Chemical messengers ، للدلالة على تخليقها فى مكان ما داخل النبات ، ثم إنتقالها من مكان التخليق إلى مكان التأثير . وهى ذات تأثير فسيولوجى متباين ، ويبدو وأنها تستهلك فى التفاعلات الحيوية ، على عكس الإنزيمات، التى تلعب دور العامل المساعد . وهى ، أيضاً ، حقائق دونتها كنوز المعرفة العربية . أما الفيتامينات ، وهى القسم الثالث من المنظمات الحيوية ، فهى الأقل عدداً ، وهى ذات قيمة ، وأهمية ، حيوية خاصة ، ذات طاقة كامنة ، تتخلق فى

الخلايا والأنسجة النباتية الحية ، من مولدات ، أو بوادئ لها Provitamins ، وقد يكون مصدرها خارجياً . ويبدو أن الفيتامينات ، كذلك ، تستهلك فى التفاعلات الحيوية . وهكذا إنطمست الأسماء العربية ، مصدر المعرفة .

ولما كان الدهر قُلب ، والأيام دول ، فما ينبغى لنا أن نبكى على ما فات . فقد آن لنا الأوان أن نستعيد نهضتنا ، ونرفع رايتنا ، بإستنهاض الهمم ، فنأخذ عنهم سبيل التقدم العلمى ، وندعم المكتبة العربية بكل علم حديث لأمة اقرأ . ولا يتأتى ذلك إلا بإعادة إعطاء العلم روح الفريضة الإيمانية ، والقداسة الواجبة . وأن نعيد إليه الجد والقصد ، والعناية والاحترام ، والتقدير والإخلاص ، وأن نخلص فيه النية لله ، عند تلقيه وتعلمه ، أو تلقينه وتعليمة ، فهو السبيل إلى المنعة من الأعداء ، والقوة التى ترهبهم . فشعلة المعرفة ، والريادة العلمية ، لم تسقط من أيدى المسلمين ، إلا حين شغلتهم الدنيا عن طلب العلم كفريضة يتعبد بها ، و أصبح مطيّة من مطايا الشهوات ، علاوة على تآمر بعض المنتفعين من بنى جلدتنا الخفية ، ومحاربة الأعداء البينّة والواضحة .

ومن هذا المنطلق ، أوصى نفسى وإياكم ، زملائى وأبنائى ، بالإقبال على العلم ، حتى تكتب لهذه الأمة السعادة على غيرها من الأمم ، وألا ننحرف عن غايته المشروعة ، ولا نتخذه وسيلة للتلفيق ، أو الغش ، أو الخداع . ولا نجعله غاية للكسب أو الشهرة . نتعلمه ونعرضه بأمانة العالمين ، ونعلمه بخلق العارفين العاملين . فخيركم من تعلم العلم وعلمه ، ولا يحقرن أحد عمل أحد مهما صغر . فالمنظومة التعليمية منظومة متكاملة ، يرعاها تقوى الله ﴿ وَاتَّقُوا اللَّهَ وَيُعَلِّمُكُمُ اللَّهُ وَاللَّهُ بِكُلِّ شَيْءٍ عَلِيمٌ ﴾ . فنحن العرب نملك مقومات حضارية أعرق وأفضل .

وهذا الجزء من الكتاب (المنظمات الكيموحيوية النباتية) آثرت فيه أن يكون متخصصا بين طياته ، لعرض ومناقشة أقسامها الثلاثة ؛ وهى الإنزيمات ، والهرمونات النباتية والفيتامينات لارتباطها الشديد فى حياة الإنسان .

وفى سبيل إخراج هذا الجزء من الكتاب ، فقد استعنت بالله تعالى ، و اجتهدت فيه قدر الطاقة ، أن يحوى ، بين دفتية ، أحدث المعلومات الموثقة ، ونتائج التجارب الرائدة ، فى مجال المنظمات الحيوية ، متلمسا خطى الأجزاء السابقة ، من حيث

إستخدام الأسلوب البسيط السهل ، والرسومات التوضيحية ، مع حسن العبارة ، وسلامة العرض، ودقة النص . ومتحريا ، وبدقة ، النظريات الحديثة ، بأمانة علمية بالغة ، منّحيا ، قدر الطاقة ، النتائج المتعارضة ، أو التفسيرات المتضاربة ، المشكوك فى صحتها ، أو النظريات التى يدور حولها الجدل . ونظراً لكبر حجم المعلومات المنشورة ، وتكرارها ، خاصة فى مجال منظمات النمو ، والمتعارضة أحياناً ، فى المراجع المعتمدة ، والبحوث العلمية الموثوق بها ، بدرجة لا يمكن حصرها فى كتاب واحد ، ولجميع النباتات ، كما لا يمكن لأحد أن يحيط بها جميعاً علماً . كما أن معظم المعلومات ذات العلاقة بتأثير مواد النمو على النبات متضاربة ، وتختلف الاستجابة باختلاف النباتات ، والظروف التجريبية . فقد أشرت ، بإيجاز ، إلى أهم التأثيرات الفسيولوجية المشتركة لهذه المنظمات ، وبقدر الإمكان على معظم النباتات وإنتاجيتها ، فى ضوء المعلومات والنتائج الحديثة ؛ وهو مجال له أهميته التطبيقية والعملية . وخاصة ما كان متعلقا بزيادة الإنتاج ، أو تحسين صفاته . وهو ما يجعل الكتاب أكثر سحراً وجمالاً ، ويضفى عليه متعة القراءة دون ملل ، مع كمال موضوعاته دون خلل. ويمكن عند وعى وإستيعاب مكنوناته ، وإدراك معلوماته ، الحصول على أنماط شكلية وتركيبية هائلة للنبات ، وتنظيم نموه وسلوكه وإنتاجة ، خاصة أن مجالات استخدام الهرمونات واسعة ومتباينة ، وتختلف تأثيراتها الفسيولوجية باختلاف الطراز الجينى والظروف التجريبية ، كما قلنا .

هذا .. وقد رتبت فصول الكتاب بطريقة منطقية ، داخل كل مبحث ، من مباحثه الثلاثة المتخصصة ، وذلك من ناحية التسلسل العلمى ، ثم فهرستها فى جدول المحتويات ، ثم ذيل الكتاب بأهم المراجع العلمية التى استعنت بها ، مع قائمة لأهم المجلات العلمية المتخصصة ، فى هذا المجال ، والتى تصدر يوميا ، على مستوى العالم ، لكى يمكن الرجوع إليها ، والاستزادة منها ، راجياً أن ينتفع بها كل متطلع لمزيد من المعرفة ، أو كل باحث متخصص ، فى نقطة بحثية معينة ، منقبا عليها ، فى خضم بحر المعلومات الهائلة والمتلاحقة .

أرجو أن يقوم الكتاب بسد العجز الكبير فى المكتبة العربية ، فى هذا المجال ، وأن يكون خطوة ، متواضعة ، فى سبيل نهضتنا العلمية الحديثة ، للوصول بها إلى الكمال. كما أرجو أن يكون مرجعاً صالحاً لكل المهتمين بالإنتاج النباتى لتحقيق

رفاهيتهم ، ومفيداً للزملاء الباحثين ، لتلبية طموحاتهم ، وزيادة معلوماتهم ، ومعيناً للقارئين والمنتجين ، لتحقيق إحتياجاتهم ، وإرضاء شغفهم وأهدافهم .

خالص الشكر ، وعظيم التقدير ، لكل من منحنى جزء من وقته ، أو تقدم لى بيد العون ، أو المساعدة ، أو النصيحة ، أو ساهم فى إعداد ، وطباعة ، وإخراج هذا الجزء من الكتاب . والتعظيم والإجلال لكل من له فضل علينا ، خلال مشوار حياتى العلمية ، وأخص بالشكر أهلى ، وعشيرتى ، وأساتذتى ، وزملائى ، وطلابى ، الذين جعلوا منى أستاذاً . ولولا توفيق الله تعالى ، ثم تقديرهم ، وتشجيعهم ، وكلماتهم المؤثرة ، ودعواتهم ، لما ظهر هذا الجزء من الكتاب فى موعده ، تدعيماً للمكتبة العربية ، أو وضعه قيد النشر والتداول ، آملا أن أكون قد قدمت بعض الفائدة .

المؤلف

المبحث الأول

الإنزيمات

Enzymes

الفصل الأول

اكتشاف الإنزيمات

- نبذة تاريخية .
- الإنزيمات من وجهة النظر الفسيولوجية .

الفصل الأول

إكتشاف الإنزيمات

نبذة تاريخية :

يرجع تاريخ إستخدام الإنزيمات ، كعوامل محفزة ، إلي عصور ما قبل تدوين التاريخ ، وأول المدونات تشير إلي إستخدام كل من قدماء المصريين ، والإغريق ، للإنزيمات ، أو الخمائر ، في صناعات الجبن ، والخل ، وتخمير الخبز ، وصناعات الخمور وتحسين نوعيتها ، وغيرها ٠ ثم توالي إستخدام الإنسان ، لهذه المواد ، مع إكتشافاته المستمرة لأنواعها ، في صناعاته الغذائية المختلفة ، والمتطورة ، على مر العصور والأزمان ، دون معرفة كنه وطبيعة هذه الإنزيمات ٠ وكل ما كان متاحاً ومدوناً ، حتي بداية القرن التاسع عشر الميلادى ، هو أن هناك مواد معينة ، من شأنها إسراع التفاعل الكيماوي . وإستخدمت هذه المواد كعوامل ملامسة حيوية ، لتخمر عصير العنب ، وخثورة اللبن ، وفي صناعات الجبن ، ومنتجاته ، في هذه الفترة .

وفي عام 1833 م ، تم إستخلاص مستخلص كحولى ، من مولت الشعير ، له القدرة على تحويل النشا ، إلي سكر ٠ عرف فيما بعد ، بإسم الدياستيز .

وفى عام 1836 م ، صنّف الألماني Berzelius هذه المواد ، والتي توجد في الخلايا الحية ، ووضعها تحت إسم حوافز ، أو عوامل ملامسة حيوية Biological Catalysts .

وفي عام 1838 م ، اكتشف كل من Schwan , Delatour ، كل على حدة ، فعل فطرة الخميرة ، في تحويل السكر ، إلي كحول ، وثاني أكسيد الكربون ٠ وأطلق على العملية لفظة التخمر Fermintation ، حيث أنها لا

تتم إلا فى وجود الخميرة • وقد تأكد ذلك عام 1855 م ، بمعرفة الفرنسي لويس باستير Louis Pasteur ، الذي أضاف ، بعد إجراء تجاربه ، في الفترة من 1855 م – 1895 م أن للبكتريا ، أيضا ، القدرة على تخمر اللبن ، وتغيير طعمة ، كنتيجة طبيعية ، لوجود مواد معينة فيها ، من شأنها إسراع بعض التفاعلات الكيميائية و الحيوية • وأعتقد أن هذه التخمرات ، ذات إرتباط وثيق بحياة البكتريا المحللة • وأطلق عليها ، إسم الخمائر • Ferments ، بدلاً من مصطلح " **الحوافز الإحيائية** " ومازالت هذه اللفظة تستعمل ، حتي الآن ، في بعض المراجع العلمية المتخصصة ، وخاصة الألمانية منها•

ومصطلح " **الإنزيم** " مصطلح يعبّر عن كلمة مشتقة من أصل يوناني ، معناها ; يوجد في الخميرة In yeast • إستخدمها الألماني Willy Kühne (1878) لأول مرة • للتعبير ، في أول الأمر ، عن عامل ، أو شئ ما ، يوجد في الخميرة ، يعمل على تخمر السكر ، ثم أطلق المصطلح على جميع أنواع العوامل الحفزية ، أو عوامل الملامسة الحيوية Biological Catalysts ، أى التي توجد فى الخلايا الحية : مثل الخميرة والبكتريا ، والتي كانت معروفة ، حتي بداية القرن التاسع عشر . وقد أوضح Kühne مدي تأثير الخلايا الحية ، كعوامل ملامسة ، في إنتاج ، وتنشيط ، التفاعلات الكيموحيوية ، وإقترح في عام 1883 م إستخدام مصطلح مادة التفاعل Substrate ، لتمييز المادة المتفاعلة ، التي تعمل عليها الإنزيمات ، وفرّق بينها وبين المادة التي تستخدم فى التفاعلات الغير إنزيمية •

ثم تلى ذلك العام ، عدة محاولات ، تم فيها تجميع معلومات ، غير مباشرة ، عن الإنزيمات ، مع تمييز أهمية الخلايا الحية ، كعامل مشارك ، أساسي ، فى هذه العمليات ، وأعتبرت ، فى هذه الفترة ، الخلايا الحية الكاملة Living intact cells ، وليست الإنزيمات المفصولة ، في حد ذاتها ، هي المسئولة عن هذه الأنشطة •

وفي عام 1897 م ، تمكن الأخوان الألمانيان Büchner ، لأول مرة ، من إستخلاص الإنزيمات ، القادرة على تخمر سكر القصب ، من خلايا

الخميرة الحية ، بطريق الصدفة ، ودون توقع منهما • حيث كان هدفهما ، الأصلي ، هو تحضير خلاصة ، وعصير الخميرة الحية ، للإستخدام الطبي ، عن طريق طحنها ، وسحقها ، في وجود الرمل ، ثم عصرها ، وإستخلاصها بالإستعانة بمضخة تفريغ ، مائية بسيطة ، ثم تم حفظ المستخلص • إلا أنهما لاحظا أن المستخلص الناتج ، سرعان ماكان يصيبة التخمر ، والتلف • فبحثا عن محاولة لمعالجة ذلك ، باستخدام بعض طرق الحفظ ، التي كانت معروفة ، في ذلك الوقت ، ومنها إستخدام التسكير ، مثل : سكر القصب ، العالي التركيز • ففوجئا بأن هذه الخلاصة لها القدرة على تخمر السكر المضاف ، بدرجة كبيرة ، وتشبه هذه العملية ، تماماً ، عملية التخمر بفعل الخلايا الحية نفسها. وإستنتجا أن الإنزيمات ، والعوامل المحفزة ، يمكن إستخلاصها ، من خلايا الخميرة الحية ، وإستعمالها لتحفيز تخمر السكرات ، بعيداً عن الفطرات الكاملة الحية . وقد فتح الأخوان بذلك ، المجال أمام الباحثين ، لمحاولة إستخلاص الإنزيمات ، من مختلف الخلايا ، والكائنات الحية •

ففي عام 1917 م تمكن Edward Büchner من عزل ، وإستخلاص إنزيمات الخميرة ، من الخلايا الحية ، بصورة نقية ، وحصل بهذا العمل على جائزة نوبل Noble Prize ، وأوضح أن الإنزيمات المستخلصة ، لا تحتوى على مادة حية ، ولكنها ذات قدرة على إحداث التخمر ، مثل الخلايا الحية تماماً •

وفي عام 1926 م تمكن James Summer ، من عزل إنزيم اليوريز Urease ، بصورة بلورية نقية ، من بعض الأنسجة النباتية ، وتشكك في كونه ذو طبيعة بروتينية ، رغم أن له خصائص البروتينات ، من حيث قابلية الذوبان في الماء ، والمحاليل الملحية ، والكحولية المخففة ، والترسيب من محاليله ، بحمض البكريك ، وحمض الفوسفوتنجستيك Phosphotungestic ، والأملاح المركزة .

وهكذا توالت الإكتشافات ، حتي تم عزل الكثير من الإنزيمات ، وفصلها في صورة نقية ، وحتي بلغ أعدادها ، المكتشفة ، ما يزيد

عن 1000 ، إنزيم ، تزداد يوماً بعد يوم ، مع تقدم البحوث . وأصبح من المتفق عليه ، والمقبول به ، بعد التحاليل الكيماوية المباشرة ، أن الإنزيمات ما هي إلا بروتينات ، أو مركبات ذات طبيعة بروتينية ، تتحكم ، بدرجة كبيرة ، فى الحالة الديناميكية dynamic state ، للكيمياء الحيوية ، الخاصة بالأنسجة الحية • ونشأ بذلك علم كيمياء الإنزيمات ، ودراساتها المتخصصة ، مع ظهور عصر النهضة الحديثة . ثم تشعبت إتجاهاته ، نتيجة إرتباطه بكثير من العلوم ، وأهمها علوم الفيزياء الحيوية ، والكيمياء الحيوية ، والبيولوجيا الجزيئية ، والنبات ، والعقاقير ، والسموم ، والهندسة الكيميائية والوراثية ، والتقنية الحيوية ، والعلوم الطبية وغيرها .

الفصل الثانى

بعض مبادئ الديناميكا الحرارية ذات العلاقة بآلية عمل الإنزيمات

- القانون الأول للديناميكا الحرارية (قانون بقاء الطاقة) .
- الشغل المبذول أثناء تغير الحجم .
- المحتوى الحرارى (معدل التغير الانثالبى) .
- القانون الثانى للديناميكا الحرارية .
- الطاقة الحرة .
- الإتزان الكيماوى .
- معدل سرعة التفاعل الكيماوى وطاقة التنشيط .
- معدل التفاعل الإنزيمى .
- أمثلة تطبيقية للتوضيح .

الفصل الثانى

بعض مبادئ الديناميكا الحرارية ذات العلاقة بآلية عمل الإنزيمات

الإنزيمات من وجهة النظر الفسيولوجية

بالرغم من أهمية إجراء التفاعلات الكيميائية فى المعمل *In vitro* ، إلا أنها لا تتم ، بهذه الكيفية ، داخل الخلايا الحية *In vivo* · فجميع التفاعلات الكيموحيوية ، تتم داخل الخلايا ، فى درجة حرارة ثابتة تقريباً ، ولا يمكن محاكاتها داخل المعمل ، إلا تحت ظروف خاصة ، مثل درجة الحرارة المرتفعة ، أو وجود القواعد أو الأحماض المركزة · ويرجع ذلك لوجود الإنزيمات · وهي حوافز حيوية Biological catalysts ، تعتمد عليها الخلايا الحية ، كعوامل مساعدة ، فى إتمام تفاعلاتها الحيوية ، مثل تفاعلات التخليق الضوئي ، والتنفس ، وتحولاتها الغذائية المختلفة .

وتتخلق الإنزيمات ، فى النظم الحية ، بطريقة تشبه ، إلى حد كبير ، تخليق البروتينات ، فى العمليات الحيوية · فهي مواد بروتينية ، تتكون من الأحماض الأمينية . والخلايا النباتية ، لها القدرة على تخليقها ذاتياً ، من مواد أولية بسيطة ، طبقاً لتركيبها الوراثي ، وتبعاً لظروف كل خلية ، ومراحل نموها ، والظروف التي تتعرض لها · ويعتمد وجود الإنزيم ، فى الخلية ، على التعبير الجينى و وجود مواد التفاعل اللازمة ، وقد تتخلق إنزيمات ، ذوات نوعية خاصة ، فى حدود التركيب الوراثي لكل خلية ، وباختلاف الظروف .

ولتفهم طبيعة الإنزيمات ، وآليات عملها ، لابد من إسترجاع بعض مبادئ الديناميكا الحرارية ذات العلاقة ·

بعض مبادئ الديناميكا الحرارية Some basis of Thermo Dynamics

تهتم الكيمياء الحيوية ، عادة ، وتعنى بالتحولات الجزيئية ، الخاصة بالنظم الحية ، من حيث طبيعتها ، وتحولاتها ، وتفاعلاتها • إلا أن مدي ، وإمكانية ، حدوث هذه التحولات ، يكون ، عادة ، محكوماً بالتغير في المحتوى الطاقي ، لهذه الجزيئات ، خلال عمليات التحول الغذائي ، والسلوك الكيماوي لها • وهذا ، بالضبط ، هو ما تختص به علوم الديناميكا الحرارية ، والتي يجب مراجعة فهم أسسها ، لتفهم آليات وميكانيكات التحول الغذائي تحت تأثير الإنزيمات .

فعلم الديناميكا الحرارية ، هو العلم الذي يصف سلوك المواد ، أو الجزيئات ، أوالذرات ، بدلالة متغيرات خواصها الإجمالية ، ويربط بين سريان الحرارة ، والطاقة ، وتحويل كل منهما للآخر ، داخل هذا النظام • وبوصف أى نظام ، في الديناميكا الحرارية ، بإستخدام كميات ، نموذجية ، يمكن قياسها ، بسهولة ، مثل الضغط ، ودرجة الحرارة ، والحجم• فإذا تغيرت حالة النظام ، فإن هذه الكميات (متغيرات النظام) ، ستتغير بالضرورة. وهي متغيرات ثابتة ، فى النظم المتماثلة ، أو في النظام الواحد ، عند وجوده فى حالة واحدة ، مهما تغيرت الطرق المؤدية لتكوينه ، في هذه الصورة المحددة • ويعتمد هذا العلم – الديناميكا الحرارية – بصفة أساسية ، علي **قانون بقاء الطاقة** ، الذي ينص على أنه ، إذا حدث تغيرات نوعية في الطاقة ، داخل نظام معزول ، تكون مجموع الطاقات المتفاعلة ، قبل حدوث التغير ، مساوياً ، تماماً ، لمجموع الطاقات ، بعد التفاعل • مع ملاحظة ، أن المادة ، هي نوع من الطاقة المتجمدة ، ومحفوظة بها ، ويمكن تحريرها ، كما أثبت ذلك أينشتين • فالجرام من المادة ، عند تحويله إلي طاقة ، يعطي ما قيمته ، مربع سرعه الضوء ، من الإرجات .

ويعبّر عن أساسيات علم الديناميكا الحرارية ، **بالقانون الأول والثاني**، وهما قانونان يتيحان لنا فهم إتجاه الحدث الكيمائي ، وتفاعله .

بمعنى هل سيتم ، مثلاً ، في شكل تفاعل عكسي ، أي من اليمين لليسار ، أم العكس ؟ . وهل إستمرارية هذا التفاعل ، وتقدمه ، يسمح بإتمام عمل ، أو شغل ، أي إنطلاق طاقه ؟ . أم أن هذا التفاعل سيحتاج إلي طاقة لإتمامه ؟ . وماهي مصدرها في هذا النظام المتفاعل ؟ وهكذا .

وفي الديناميكا الحرارية ، يضاف لوصف النظام ، وحالة المادة ، إضافة لمتغيرات الحالة السابقة ، أو دوال أخري ، لوصف النظام . هي الطاقة الداخلية ، والحرة Free energy ، والإنتروبيا (القصور الحراري) Entropy ، والشغل ، والمحتوى الحراري Enthalpy . وهي ليست متغيرات حالة ، إذ أن محتوى هذه المتغيرات ، ليس لها معني محدود ، ولكنها مصطلحات لدوال ، تسمح بوصف الحالة الطاقية ، وتحولاتها ، في النظم الكيميائية ، والطبيعية . وهي دوال تفاضلية تامة ، يمكن تكاملها ، وإيجاد قيمة لها . وبالرغم من ذلك ، فلا يوجد أي مقياس ، يمكن بواسطته ، قياس قيمتها ، مباشرة ، كباقي دوال الحالة للنظام . وإنما يمكن ، فقط ، حساب قيمتها . فقيمة الإنتروبي مثلاً (S) ، وهي تعني في اللغة اليونانية القديمة ، تحول transformation ، ذات علاقة بترتيب جزيئات المادة ، في الحجم الذى تشغلة ، هذه المادة . فهي قيمة لقياس اللاترتيب disorder ، في جزيئات المادة . وتتشابه كلمة entropy مع كلمة الطاقة energy فيزيائياً ، كما تتشابه في طريقة كتابتها . فكلما كانت الطاقة أكبر ، كلما كان التغير ، في قيمة الأنتروبي ، أكبر . وأن جزيئات المادة في الحالة الطبيعية ، تكون غير مرتبة ، وإنما موزعة بشكل عشوائي ، ويتغير هذا التوزيع ، خلال فترة زمنية متناهية في الصغر ، مع درجة الحرارة الممتصة ، وبشكل عكسي ، أي تعود لحالتها الأولي ، مع فقد الحرارة الممتصة ، أو بمعني آخر تتأرجح بين حالتي توازن .

ويحسب التغير في قيمة الإنتروبي ΔS ، خلال تحول المادة ، داخل نظام ما ، من حالة متوازنة ، إلي حالة متوازنة أخرى ، بقسمة الحرارة

المنتقلة ، فى العملية الإنعكاسية ، ΔQr ، على درجة الحرارة المطلقة T ، للنظام ، كالآتي :

$$\Delta S = \Delta Qr / T$$

وهي علاقة للتفاعلات العكسية فقط ٠ يمكن منها ، حساب التغير فى الإنتروبي ٠ وهو مطابق للواقع ، حيث أن تغير حالة المادة فى النظام ، مرتبط بإنتقال الحرارة سلباً أو إيجاباً ، فإمتصاص الحرارة ، يسبب إرتفاع قيمة ΔQr فتصبح ، موجبة ، فيزداد بالتبعية ، قيمة التغير الإنتروبي ΔS ٠ وفقد الحرارة ، من النظام ، يسبب إنخفاض قيمة ΔQr ، وتصبح سالبة ، فتقل قيمة ΔS ٠

وقد وجد ، أن قيمة الفرق فى الإنتروبي ، فى جميع التفاعلات ، لا تعتمد على الطريق الذى إتخذه التفاعل ، بل تعتمد على ، القيمة الأولية (i) والنهائية (f) فقط ٠ كما يلاحظ أن ، قيمة الإنتروبي تكون ثابتة quasireversible فى التفاعلات العكسية ، وهي تساوي $\Delta S = nR\ln\frac{V_f}{V_i}$ ، بخلاف التفاعلات التي تكون في إتجاه واحد ، حيث تزداد قيمتها ، بإستمرار ، فى التفاعلات التلقائية ، ذات الإتجاه الواحد ، نتيجة تزايد جميع العميات الطبيعية ، مع فقد الطاقة ، فهي تساوي :

$$\Delta S - \Delta S_f - \Delta S_i = \frac{Q_h}{T_h} - \frac{Q_c}{T_c}$$

ويشبه ذلك ، الشغل الناتج عن قوة مثالية ، عند الإزاحة ، من نقطة بداية ، إلي نقطة نهاية ٠ فهي لا تعتمد على المسار ، الذي سلكته المادة المتحركة ٠

ويمكن إعتبار الإنتروبيا ، مقياس لدرجة الفوضي فى النظام degree of disorder ٠ فمثلاً ، عند تبريد غاز ، مع ثبات الحجم ، يزال طاقته الحركية ، المخزونة به ، وتقل حركة جزيئاته ، وتقل درجة الفوضي ،

أو العشوائية ، في حركة هذه الجزيئات . ويصاحب ذلك ، نقص في إنتروبيا النظام • ومن المعروف ، أن حركة جزيئات السائل ، أقل من البخار ، أو الغاز • فإنتروبيا السائل ، اقل من الغاز • وبتجمد السائل ، تكون إنتروبيا المادة الصلبة ، أقل من السائل • وهكذا ، تتناقص درجة الفوضي ، أو العشوائية ، كلما إنخفضت درجة الحرارة ، حتي الصفر المطلق • حيث تسكن تماماً جميع الجزيئات في النظام ، وتصل إلي منتهي الترتيب ، والنظام • أى أن درجة الفوضي تساوي صفراً ، في هذه الحالة • أو بمعني آخر ، يتلاشي القصور الحراري (الإنتروبيا) لأى نظام ، إذا تواجد في درجة الصفر المطلق .

ومن الجدير بالذكر ، أن الإستنتاجات التي نحصل عليها ، من علم الديناميكا الحرارية ، لها الصفة العامة • بمعني أنه يمكن تطبيقها علي المادة ، بصفة عامة ، بغض النظر ، عن كنه هذه المادة ، وطبيعتها ، وتركيبها الكيمائي • فعلى سبيل المثال ، عند إمتصاص مادة ما ، مقداراً من الحرارة ، فإننا لا ننظر إلي تركيب المادة الكيميائى ، ولكن يتم معالجة هذا الإمتصاص ، على أنه زيادة فى الطاقة الحركية ، لجزيئات هذه المادة .

القانون الأول للديناميكا الحرارية (قانون بقاء الطاقة)

The 1st Law of thermo dynamics

ويهتم هذا القانون بتحولات الطاقة ، كما يعّبر عن العلاقة بين الشغل ، والحرارة • فلكل نظام مغلق ، أى فى حالة معينة ، كمية محدودة من الطاقة الداخلية μ (وضع – حركة – كيميائية – نووية) ، ليس من السهل تقدير المحتوي الكلي لها ، فى هذا النظام • أما إذا أضيفت ، لهذا النظام ، كمية من الطاقة ، فى صورة طاقة حرارية Q ، فإنة من السهولة بمكان ، تقدير مقدار التغير فى الطاقة الكلية ، لهذا النظام Δu ، حيث تكون :

$$\Delta u = \Delta Q - \Delta w \; ....(1)$$

حيث :

Δu = الزيادة فى الطاقة الداخلية للنظام .

ΔQ = كمية الحرارة التي تنتقل إلي النظام .

Δw = كمية الشغل المبذول ، المصاحب لعملية إضافة الطاقة الحرارية .

وينطبق هذا القانون ، على جميع النظم ، مهما كان درجة تعقيدها ، مع مراعاة الإشارات ؛ أى موجبة أم سالبة ، وأن تكون وحدات طرفى المعادلة متجانسة .

وفى حالة النظام المعزول حرارياً ، أى الذي لا يستقبل ، ولا يفقد حرارة ، يكون :

$$\Delta Q = 0$$

ويطلق على التغير في هذه الحالة ، تغير أدياباتي Adiabatic changes ، أى مع ثبات كمية الحرارة . ويكون الصيغة الأدياباتية ، للقانون الأول ، هي :

$$\Delta u = - \Delta w$$

أما التغير الناتج عن تفاعل الطاقات ، بدون تغير فى درجة الحرارة للنظام ، فيعرف بالتغير الأيسوثرمالى .

الشغل المبذول أثناء تغير الحجم :

ونجد كثيراً ، أن إضافة الصورة الحرارية للطاقة ، ينتج عنها تغير فى الحجم ، وذلك عند ثبات الضغط . وهذا التغير ، الذي يعبّر عنه بقيمة $P\Delta V$ ، هو فى الحقيقة ، صورة من صور الشغل . وعلى ذلك ، فهي إحدي مكونات كمية الشغل w ، فى المعادلة (١) .

ولتوضيح ذلك ، نفترض وجود كمية هواء فى إسطوانة مغلقة بمكبس ، كالمبّين فى الشكل ، مساحة مقطعة العرضي = a ، وقيمة الضغط = P ، والمكبس موجود فى الوضع h_1 . فبزيادة درجة الحرارة ، سوف يزداد حجم

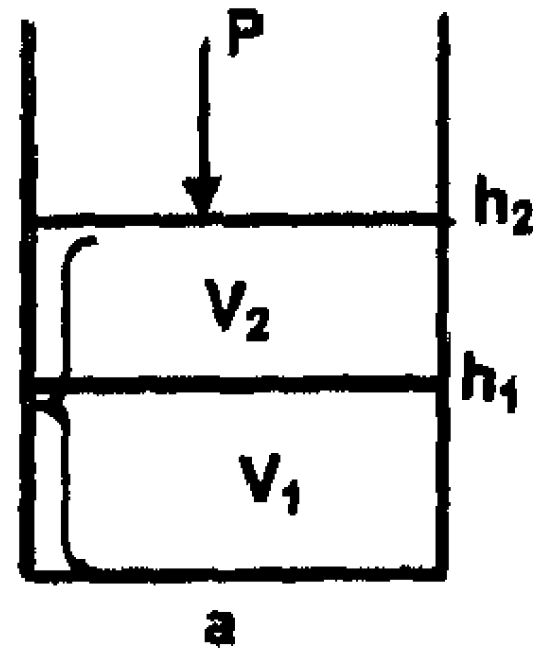
الهواء ويرتفع المكبس ، إلي الوضـــع h_2 ، ولـــن يتغيـــر الضـــغط كثيـــراً ، أو قـــد يظل ثابتاً .

وحيث أن الشغل w = القوة × المساحة

$= F \times I$

وحيث أن القوة F = الضغط × مساحة السطح

$= P \times a$



∴ قيمة الشغل المبذول ، نتيجة رفع درجة الحرارة ،

$= \Delta W$

$$\Delta V = V_2 - V_1$$

$\Delta W =$ (المسافة × القوة) $\cos 8 = (P \times a)(1) = P\,(a\,\Delta y)$

$$\Delta W = P \times a\,(h_2 - h_1)$$

$$\Delta W = P\,(\,ah_2 - ah_1)$$

$$\Delta W = P\,(\,V_2 - V_1)$$

$$\Delta W = P\,\Delta V$$

حيـــث Δy : هـــي قيمـــة الإزاحـــة ، مـــن الموضـــع الأول h_1 ، إلـــي الموضع الثـــاني h_2 . وإذا كانـــت المســـاحة الكليـــة هـــي a ، فـــإن $\Delta F = a\,\Delta y$ ، وهي ببساطة الزيادة فـــى حجـــم الغـــاز؛ وتنطبـــق المعادلـــة الســـابقة ، علـــى أى نظام ، يظل ضغطة P ثابتاً ، أثناء التغير فى الحجم ΔV .

أما إذا كان النظام ينكمش ، فإن ΔV تكون ســـالبة . وفـــى هـــذه الحالـــة ، يبذل النظام شغل سالب .

المحتوى الحراري (معدل التغير الإنثابي)

المحتوي الحـــراري Enthalpy (H) ، لأي نظـــام ، عنـــد ثبـــات الضـــغط ، هو عبارة عن معدل تغير المحتوي الطاقى الكلـــي Δu ، مضـــافاً إليـــة ، الشـــغل المبذول ، فى التمدد (زيادة الحجم مع ثبات الضغط) .

أى أن :

$$\Delta H = \Delta u + P\Delta V \text{ ....(2)}$$

وبالتالي يمكن استنتاج المعادلة :

$$Q = \Delta H + W` \text{ ....(3)}$$

حيث W` = الشغل النافع Useful work ، المصاحب ، نتيجة لرفع درجة الحرارة Q ·

ويتبين من ذلك ، أن القانون الأول ، السالف الذكر ، للديناميكا الحرارية ، عبارة عن وصف لنظام مثالي ، للتفاعلات العكسية · بحيث يمكن تحويل الطاقة المبذولة ، فى نظام معين لتغييره ، إلي كمية شغل مماثلة ، عند رجوع النظام إلي حالتة الأولي · فتبعاً للقانون الأول ، تظل الطاقة الكلية ، لأى نظام معزول ، ثابتة ، رغماً عن وجود أى تحولات للطاقة ، من صورة لأخري ، داخل هذا النظام ·

فإذا تغير نوع ما ، من الطاقة (وضع – حركة ···) بالنسبة للنظام ، فإن ذلك ، سيتبعه تغير مماثل ، بالنسبة للأجهزة المحيطة بالنظام · ويلاحظ أن ، علاقة التغير فى الحالتين ، تكون عكسية · ومعني ذلك ، أن النظام لو إمتص حرارة ، فإن الأجهزة المحيطة به ، تفقد نفس القدر من الطاقة ، حتي تظل الطاقة الكلية ، للنظام المعزول ، ثابتة .

إلا أن هذه الحالة المثالية ، غير موجودة ، فجزء ، ولو بسيط ، من الإنثالبي Enthalpy الناتج عن إضافة طاقة ، إلي النظام ، لا يمكن تحويلها إلي شغل نافع ، فى التحول العكسي . ولذا ، فإنه من المعتاد ، حدوث معظم العمليات الطبيعية ، والكيميائية الحيوية ، تلقائياً ، فى اتجاه واحد · فينساب الماء ، مثلاً ، من أعلي الجبل ، إلي أدناه فى الهواء · ويتفاعل البروتون ، مع أنيون الهيدروكسيل · وفي كلا الحالتين ، يحدث فقد فى الطاقة ، ولو بذل نفس القدر من الطاقة ، لن يرتفع الماء ، إلي أعلي الجبل ، ثانياً · ولن يتحلل الماء ، إلي بروتون ، وهيدروكسيل ، بنفس الكمية · لذلك ، يعني القانون الثاني للديناميكا الحرارية بالإنتروبي .

القانون الثاني للديناميكا الحرارية :

The 2nd Law of thermodynamic (Entropy S)

وينص ، على أن الحرارة ، تنتقل تلقائياً ، من الجسم الأكثر سخونة ، إلي الجسم الأقل سخونة ، وليس العكس ٠ وهي صيغة مكافئة للنص الآتي : إذا تغيرت حالة النظام تلقائياً ، من حالة لأخرى ، فإن هذا التغير يتم بحيث تزداد الإنتروبيا (الفوضى) أو تظل ثابتة ٠

كما يَعرف بأنه كمية الإنثالبي Enthalpy ، أي المحتوى الطاقى الحراري ، التي لا يمكن إستعمالها لإنتاج شغل ، أو عمل مفيد ٠ حيث استهلكت ، في زيادة الحركة العشوائية ، لجزيئات النظام ٠ ويتبين من ذلك ، إستحالة الإستفادة من الطاقة الحرارية ، إلا إذا انتقلت إلي منطقة درجة حرارتها منخفضة .

ويعتبر عن كمية الفقد في الطاقة ، نتيجة الحركة العشوائية للجزيئات Random molecular motion بالقيمة TS ٠ حيث T : هي درجة الحرارة المطلقة .

وطبقاً للقانون الثاني ، للديناميكا الحرارية ، فإن أى نظام ، يمكن أن يحدث له ، تحول لحظي ، في الاتجاه الذي ينتج عنه زيادة في الإنتروبي (S) . وتحدث حالة الاتزان عندما تصل قيمة S إلي قيمتها العظمي ٠ وعندها ، لا يحدث تغير فى النظام ، إلا إذا أضيفت له طاقة ، من مصدر خارجي ٠ ولكن ماذا يحدث عند إضافة طاقة حرارية للنظام ؟

من الطبيعي ، عند إضافة طاقة حرارية للنظام ، تزداد الحركة العشوائية للجزيئات ، داخل هذا النظام ، وبالتالي تزداد قيمة S . فلو كان النظام فى حالة إتزان تكون :

$$Q = T\,\Delta S \;\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots(4)$$

أما إذا لم يكن النظام فـى حالـة إتـزان أصـلاً ، فـإن تحـول النظـام ، سيؤدي ، حتماً ، إلي زيـادة الإنتروبـي S فجائيـاً ، حتـي بـدون إضـافة طاقـة حرارية • وعلى هذا يمكن أن نقول ، فى أى نظام غير متزن ، يكون :

$$T \Delta S > Q \text{ ....(5)}$$

من المعادلتين (3) ، (4) ، يكون فى حالة الإتزان :

$$\Delta H = T \Delta S - W` \text{ ....(6)}$$

وفى دراسات الكيمياء الحيويـة الفسـيولوجية ، لاتهمنـا حـالات الإتـزان الكيميائي ، بقدر ما يهمنا ، اتجاه سـير التفاعـل ، الـذي يسـعى ، دائمـاً ، نحـو الاتزان ، وذلك عند درجات حرارة ثابتـة ، أو متماثلـة • وعلـى هـذا الأسـاس ، ومع تطبيق المعادلة (5) ، يمكن كتابة المعادلة (6) في الصورة :

$$\Delta H < T \Delta S - W`$$

وهنا ، يجدر بنا ، تعريف الطاقـة الحـرة (g) Free energy ، لمـا لهـا من أهمية ، بالغة ، في التحولات الغذائية ، وتفاعلاتها الكيموحيوية .

الطاقة الحرة (g) Free energy

و يعبر عن الطاقة الحرة بالمعادلة :

$$g = H - T S \text{ ....(7)}$$

وما يهمنا ، في التفاعلات الحيويـة المختلفـة ، هـو معرفـة مـدى تغيـر صور الطاقة المختلفة ، بـين مـرحلتين ؛ أى قبـل وبعـد التفاعـل ، وعلـى هـذا يكون :

$$H = g + TS \text{ ....(8)}$$

والقيمة الموجبة لـ H ، تدل على أن التفاعـل قـد امـتص طاقـة ، بينمـا تدل القيمة السالبة ، على فقد طاقـة ، وبالتـالي يمكـن أن نفـرق بـين التفـاعلات التـى تكتسـب طاقـة $+ \Delta H$ Endothermal ، وتفـاعلات فقـد الطاقـة $- \Delta H$ Exothermal • ومن المعادلتين 6 ، 8 يكون :

$$\Delta g = - W` \text{ ....(8)}$$

ويتبين من ذلك ، أن النظم الغير متزنة ، يحدث لها التحول اللحظي ، فقط ، في الإتجاه الذي ينتج عنه قيمة سالبة ، للطاقة الحرة Δg • وذلك لأن ، التحول معناه ، بذل شغل ، وبالتاي فقد في الطاقة الحرة exogone reactions • وعند الوصول إلي حالة الإتزان ، لا يحدث ، مطلقاً ، أي تغير في قيمة الطاقة الحرة ؛أي تكون $\Delta g = 0$. وبالعكس ، فإن النظم التي توجد في حالة إتزان ($-\Delta g$ endergone reactions) يمكن تحويلها ، عن حالة الإتزان هذه ، لو أمكن ، بطريقة ما ، تحويل جزء من الطاقة الحرة ، إلي صورة صالحة للإستعمال available g .

الإتزان الكيمائي :

توضح ظاهرة الإنتشار ، أن الطاقة الحرة ، للمحاليل ، تزداد بزيادة التركيز • حيث تنتشر جزيئات المحاليل المركزة ، إلي المحاليل المخففة ، في حالة إتصال الحيز الواحد ، حتي تصل إلي تركيز متجانس ، نظراً لأن الجزيئات تميل لتوزيع نفسها ، توزيعاً منتظماً ، في حيز الإنتشار .

وحيث أن هذا التحول ، هو تحول تلقائي ، فلابد إذن ، وأن يكون التغير في الطاقة الحرة ، في هذه الحالة ، سالب القيمة • فعلاقة الطاقة الحرة ، مع التركيز، هي علاقة لوغاريتمية ، تحكمها المعادلة :

$$g = g^0 + R\,T \ln (C)$$

حيث R = ثابت الغازات .

T = درجة الحرارة المطلقة .

C = التركيز الجزيئي .

g^0 = الطاقة الحرة ، عند تركيز وزن جزيئ واحد في اللتر Standard free energy • ففي حالة تفاعل كيمائي بين مادتين A ، B ، يكون :

$$A + B \rightleftharpoons C + D$$



$$\Delta g = \Delta g^0 + RT \ln \frac{[C][D]}{[A][B]} \quad ....(11)$$

حيث : $\Delta g = g_C^0 + g_D^0 - g_A^0 - g_B^0$

وفي حالة الإتزان ، لابد وأن يكون ، $\Delta g = 0$ ٠

وحيث أن : $K = \frac{[C][D]}{[A][B]}$ ثابت الإتزان

أى أن :

$$\Delta g^0 = RT \ln K \quad ....(12)$$

وعند درجة ٢٥°م يكون :

$R = 1.98$ Cal.degree^{-1} Mole^{-1}

$\Delta g^0 = - 198 \log K$ (K.Cal./Mole)

وعلي ذلك ، يمكن حساب قيمة Δg^0 ، لأى تفاعل كيمائى ٠ وهي تساوي ، كمية الطاقة الحرة ، الناتجة عن تفاعل وزن جزيئ من كل من المواد المتفاعلة ، لإنتاج وزن جزيئ من كل من نواتج التفاعل ، تحت ظروف قياسية Standard من درجة الحرارة والضغط ، وذلك بمعلومية ثابت إتزان هذا التفاعل.

وإذا كانت قيمة Δg^0 سالبة ، فمعني ذلك ، حدوث التفاعل تلقائياً ٠ أما إذا كانت القيمة موجبة ، فأن التفاعل ، لا يتم ، إلا بتنشيطه ؛ أى إضافة طاقة للنظام ، من مصدر ما ٠

وعندما تكون K = 1 ؛ أى أن $\Delta g^0 = 0$ ، فإن هذا يعتبر عن حالة إتزان ، أو حالة تفاعل عكسي نموذجي ٠ فعلي سبيل المثال ، يعتبر المركب الفوسفاتي ، العالي الطاقة ATP ، أهم مصادر الطاقة ، في النبات ٠ ففي حالة التحلل المائي له عند pH8 يكون :

$$\Delta g = 8 \text{ K Cal/Mol}$$

حيث أن $ATP/ADP => 10$

وحيث أن معظم التفاعلات الكيموحيوية ، ليست تفاعلات تلقائية ، أى تحتاج للطاقة ، فلابد وأن يتبادر إلي الذهن ، كيف يمكن إذن للتفاعل الذى يحتاج إلى طاقة endergone ، أن يحافظ على الطاقة بالخلية النباتية الحية ؟.

فحسب تصورنا ، فإننا نرى أن هناك إتجاهين لإمكان حدوث مثل هذه التفاعلات فى الخلية الحية .

الأول : في حالة أى تفاعل متزن ، يكون هناك إتجاهين للتفاعل ، بين المواد المتفاعلة والمواد الناتجة ، حتى ولو كان أحد إتجاهي التفاعل بطئ للغاية ، فإزالة نواتج التفاعل البطئ وسحبها أو إزاحتها باستمرار ، وإستهلاكها ، في عمليات حيوية أخرى ، سيؤدي ، بالضرورة ، إلي سير التفاعل بسرعة أكبر ، من السرعه المحسوبة ، أو المتوقعة في النظم المفصولة .

الثاني : لو أمكن لتفاعل endergone أن يتصل ، أو يرتبط ، مع تفاعل exergone ، بحيث تكون محصلة التفاعلين exergone ، فإن التفاعل endergone يمكن أن يتم ، على حساب التفاعل الـ exergone . ويوضح ذلك التفاعل الآتي :


Glucose + H_3PO_4 ⇌ Glucose - 6Ⓟ + H_2O

فالتفاعل قابل للإنعكاس ، تحت تأثير إنزيم الفوسفاتيز ، ولكنه يميل إلي إتجاه اليسار ، أى نحو تكوين G – 6Ⓟ ، عند درجة حرارة ٢٥°م . وفى هذا التفاعل يكون :

$$\Delta g^0 = +3.2 \text{ K Cal / mole}$$

بالتعويض في المعادلة (١٢) يكون :

$$\Delta g^0 = - 3.2 = 1.36 \log K$$

$$\therefore K = 1/450$$

أى ان كمية الناتج من G – 6 Ⓟ تكون في حالة التوازن ، صغيرة جداً ، بالنسبة لكمية الجلوكوز ، والفوسفات في هذا التفاعل •

أما في حالة التفاعل :



$$A - R - P \sim P \sim P + H_2O \rightleftharpoons A - R - P \sim P + Ⓟ$$

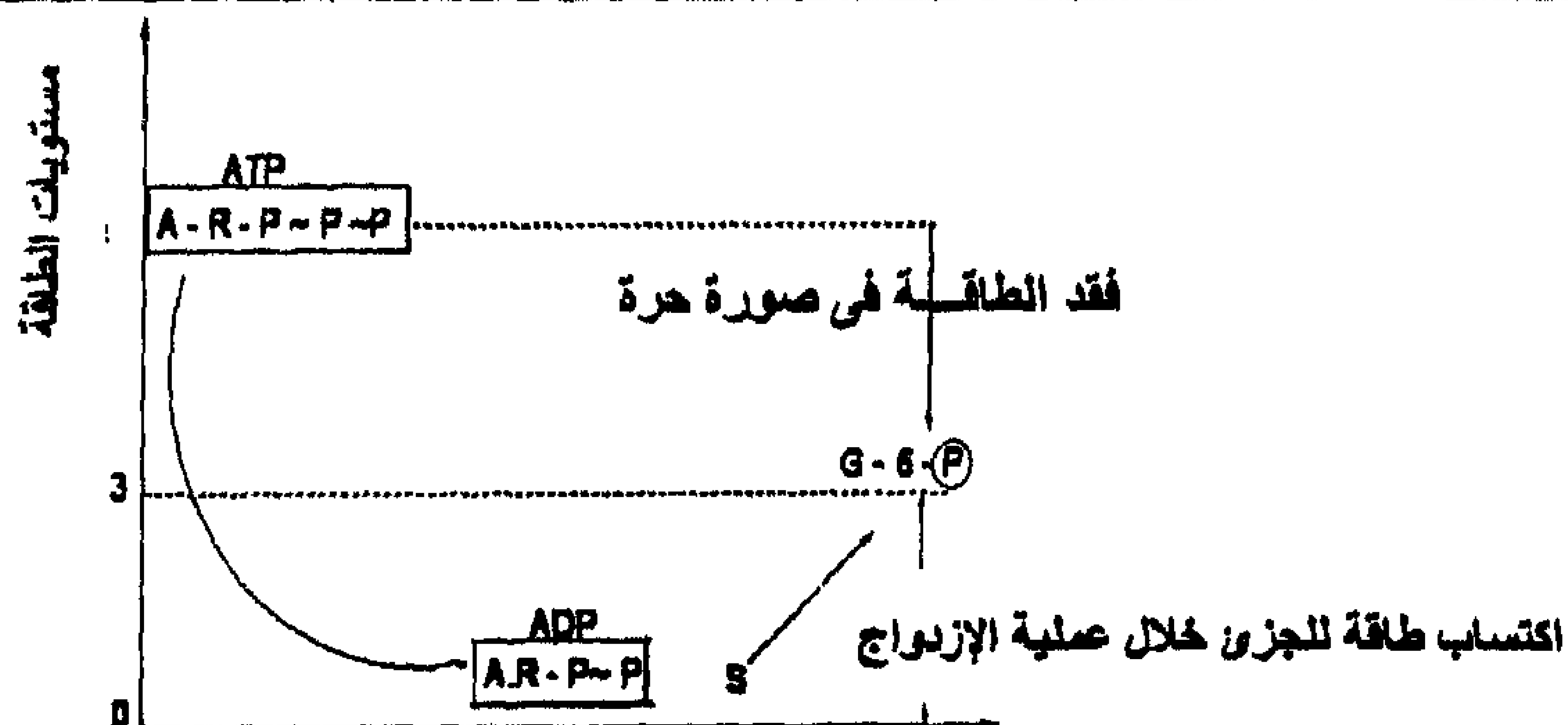
يكون :

$$\Delta g^0 = - 7.7 \text{ K Cal / mole}$$

وكمية الطاقة هذه ، تكفي لإتمام تفاعل الجلوكوز ، مع الفوسفات ، لتكوين G – 6 Ⓟ • وهذا التفاعل المزدوج ، أو المشترك ، يمكن تصوره ، على أنه تفاعل نقل مجموعة فوسفات • وكذلك يمكن تصوره ، على انه تفاعل نقل طاقة ، من جزئ ATP إلي الجلوكوز ، ليكّون في النهاية ADP + G – 6 Ⓟ •

وفي هذه الحالة ، أو بعد هذه الرؤية المتصورة للتفاعل ، نجد أن جزئ الماء ، لا يدخل ، ولا يشترك ، في هذا التفاعل المزدوج ؛ أى لا تتم تفاعلات التحليل المائي ، في النظم الحية ، تحت الظروف الطبيعية ، للحفاظ على الطاقة • وهو له أهمية كبيرة ، حيث أن هذه الحالة تُمكن النظام الحي ، من إتمام تفاعلاته ، الكيموحيوية ، دون الحاجة لجزئ الماء ، الذي يؤدي وجودة ، إلي الإسراع من عمليات التحليل المائي وفقد الطاقة •

ويمكن تصور التفاعل ، ببساطة ، علي النحو الآتي :



وفي تفاعلات الأكسدة والإختـــزال ، تتناسـب طاقـة العوامـل المختزلـة ، أو المؤكسـدة ، تتناسـباً طرديـاً ، مـع ميـل affinity هـذه العوامـل ، لمـنح أو أكتساب ، الإلكترونـات • ومـن الناحيـة العمليـة ، لا يمكـن قيـاس الطاقـة المطلقة ، لأحد العوامل المشتركة فى التفاعـل ، دون الأخـذ فـي الإعتبـار طاقـة العامل المرافق • فالأكسدة و الإختزال ، عمليتـان متلازمتـان ، ويقترنـان معـاً • تمثل الأكسدة نصف هذا التفاعل ، والإختـزال النصـف الآخـر • وفـي وجودهمـا ، معاً ، فى التفاعل ، فإن نصف التفاعل الإختزالـي ، ذو الطاقـة الأكثـر إيجابيـة ، سوف يتم ، فـي إتجـاه الإختـزال ، ويـدفع نصـف التفاعـل الآخـر ، (الأقـل إيجابية) في إتجاه التأكسد •

ولقياس طاقة نصـف تفاعـل (أكسـدة أو إختـزال) فـي تفاعـل الأكسـدة والإختـزال ، يـتم مقارنـة طاقـة العامـل المؤكسـد ، أو المختـزل ، بالطاقـة الإختزاليـة التأكسـدية المعياريـة ، أو القياسـية ، للهيـدروجين Standard reduction oxidation redox or reduction potential , حسب : -



$$[H^+] + e^- \rightarrow [\tfrac{1}{2} H_2] E_0^1$$

على أن تقاس هذه القيمة ، في معـدل الضـغط ، ودرجـة الحـرارة ، و تقدر بالفولت ، وهي تساوي الصفر ، عند درجـة حـرارة ٢٥°م ، ورقـم أيـون هيدروجين pHo وضغط جوي ١ض . ج ، وتركيـز أيونـات الهيـدروجين ، فـي المحلول ، يساوي مول واحد ، وفي إتزان مع غاز الهيدروجين •

وهـذا التفاعـل ، يتضـمن إسـتهلاك بروتونـات ؛ أى أن طاقـة نصـف التفاعل هذا ، سوف تتغير ، تبعاً لتغيـر درجـة تركيـز أيـون الهيـدروجين pH ، وهى تساوي ، بدلاً من الصفر ، عند PH_0 مـا قيمتـه –٤٢٠ فولـت عنـد درجـة PH_7 .

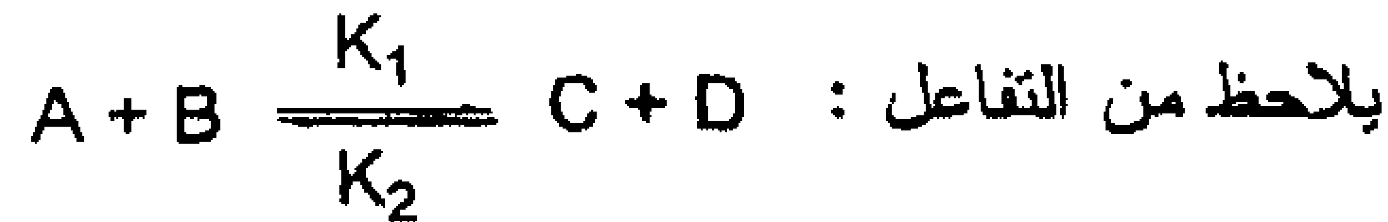
وباتخاذ هذه القيمة ، كأساس للمقارنـة ، يمكـن حسـاب طاقـة أى مركـب آخر ، له قدرة تأكسدية ، أو إختزالية .

ويوضـح الجـدول الآتـي الطاقـة التأكسـدية أو الإختزاليـة لـبعض المركبات عند إختزال ، نصف تفاعل إختزالي ، فى تفاعل أكسدة وإختزال .

Reduction Reaction	**E'_0 volt at pH_7**
$[\frac{1}{2} O_2] + 2H^+ + 2e^- \rightarrow [H_2O]$	0.816
$H^+ + e^- \rightarrow \frac{1}{2} H_2$	-420
$NAD^+ + 2H^+ + 2e^- \rightarrow NAD\,H + H^+$	-0.320
$Fe^{+++} + e \rightarrow Fe^{++}$	0.771

ويلاحظ أن المركبات ذات الطاقة الإيجابية ، تمثـل عوامـل تأكسـد قويـة ، بينما المركبات ذات الطاقة الأكثـر سـالبية ، عبـارة عـن عوامـل إختـزال قوية .

معدل وسرعة التفاعل الكيماوى وطاقة التنشيط



أن معدل سرعة التفاعل ، في إتجاه اليسار V_1 ، يكون :

$$V_1 = [A][B]K_1$$

ومعدل سرعة التفاعل ، في إتجاه اليمين ، V_2 تكون :

$$V_2 = [C][D]K_2$$

حيث K_1 ، K_2 ثابتى سرعة التفاعل ، في الحالتين ٠

وفي حالة للإتزان يكون : $V_1 = V_2$

أى أن $[A][B]\,K_1 = [C][D]\,K_2$

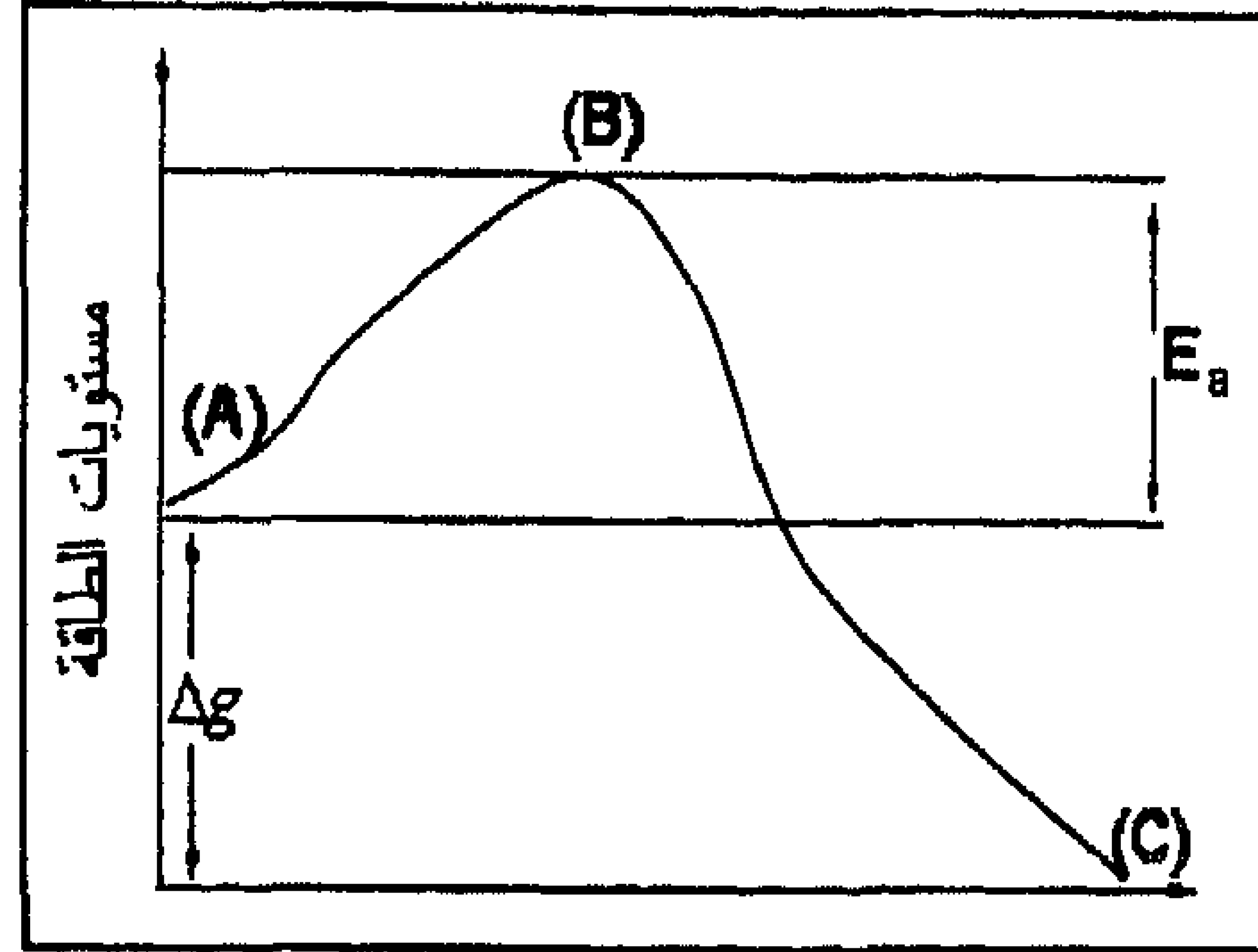
$$\therefore \frac{K_1}{K_2} = K = \frac{[C][D]}{[A][B]}$$

حيث K ثابت الإتزان الديناميكي الحراري ، وهو يعّبر عن العلاقة بين ثوابت سرعة التفاعل ٠

ويحدد إتجاه سير التفاعل ، تركيز المواد المتفاعلة ، وقيمة K ٠ حيث يتم التفاعل التلقائي ، دائماً في إتجاه حدوث فقد الطاقة الحرة ، نحو الإتزان .

ولتفسير ذلك ، نفترض وجود نظام كيمائى ، غير متزن ، فهو دائماً ، يميل لخفض قيمة طاقة الحرة ، أو يميل لزيادة الإنتروبي (كمية الإنثالبي التي لا يمكن إستعمالها لإنتاج عمل نافع ، نظراً لإستهلاكها ، في زيادة الحركة العشوائية للجزيئات ، في النظام) حتي الحصول لحالة الإتزان ، ويحدد ذلك ثابت سرعة التفاعل ٠

وقد وجد ، أن بعض التفاعلات الكيموحيوية ، لا تسلك نفس هذا السلوك ٠ فالمركبات العضوية ، القابلة للإشتعال مثلاً ، لا يحدث لها أكسدة ، مباشرة ، عند تعرضها للهواء الجوي ، إلا بعد تعريضها إلي لهب ٠ وكذلك ، كثير من التفاعلات الكيمائية ، الطاردة للحرارة ، لا تبدأ إلا بعد تسخينها مبدئياً . وذلك لزيادة نشاط جزيئاتها ، وزيادة طاقة إصطدامها ، بحيث تصل لحد معين ، يساوي عنده ، أو يتخطي ، طاقة التنشيط .



فكما هو واضح فى الشكل ، ينطلق طاقة ، بعد إتمام التفاعل ، تكون مساوية لطاقة التنشيط energy of activation ، التي بدأ بها التفاعل (E_a) ، وكذلك تنطلق كمية من الطاقة الحرة (Δg) ، وهي الطاقة الفعلية ، الناتجة عن التفاعل ، والتي تستخدم في تنشيط جزيئات أخري .

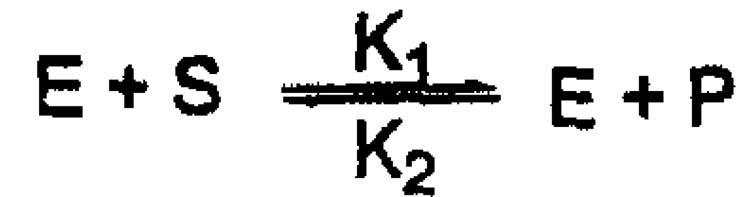
كما يتضح من الشكل ، أيضاً ، أن (E_a) وهي الطاقة اللازمة لتحويل المركب (A) إلي المركب الوسطي (B) ، وهي المرحلة السابقة لإنطلاق الطاقة ، ثم تحول المركب الوسطي (B) ، إلي الناتج النهائي (C) ، حيث تسترجع الطاقة (E_a) أو تنطلق الطاقة Δg ، وهي الفرق بين طاقة (A) ، (C) ، عندما يصل المركب (C) لحالة الإتزان .

معدل التفاعل الإنزيمي Enzyme Kinetics

لعل اهم وظائف الإنزيمات ، هو الإسراع من التفاعل الكيمائي ، الذي يمكن أن يتم بدونها ، حال توافر الظروف الملائمة لذلك . ولا يتأثر ثابت إتزان (Keq) التفاعل بوجود ، أو عدم وجود ، الإنزيم ؛ أى أنها لا تؤثر على موضع الإتزان :

$$Keq = \frac{K_1}{K_2} = \frac{[E][P]}{[E][S]} = \frac{P}{S}$$

ويعني ذلك ، أن الإنزيمات تلعب دور الوسيط ، بين مواد التفاعل ، وبعضها البعض ، فيسهل الحركة العشوائية للجزيئات ، والإصطدام فيما بينها ، لتكون مركب وسطي ، معقد ، سريع التحلل ، مكوناً الناتج ، مع تحلل الإنزيم :



كما يعني ذلك ، أن الإنزيم ، يؤثر على معدل التفاعل rate ، ولا يؤثر على ثوابت المعدلات rate constants K_1 , K_2 • حيث لا يغير من خصائص الديناميكيا الحرارية للتفاعلات thermodynamic properties ، وإنما تغير ، فقط ، من خصائصها الحركية Kinetic properties •

وكما هو الحال فى التفاعلات الكيميائية ، تكون التفاعلات الإنزيمية ، مع إختلاف المعدل النسبي بينها ، فعادة يقدر معدل التفاعل ، على أساس قياس مقدار النقص في تركيز (C) Concentration مادة التفاعل ، فى وحدة الزمن • أو قياس تركيز المادة الناتجة ، في وحدة الزمن • ويعبر عن ذلك ، بالجزئ الجرامي لكل لتر moles per litre ، في وحدة الزمن ، بالثانية الواحدة •

فإذا كان تركيز مادة التفاعل C ، فى الزمن صفر ، تكون سرعة التفاعل ، عند الزمن t ، مساوية للقيمة dc / dt •

وقد يعتمد معدل التفاعل الإنزيمي ، على قيمة مادة التفاعل ، المقدرة فى الزمن صفر ، أى متناسباً مع القوة الصفرية للتركيز zero order reaction :

$$\frac{dc}{dt} = K_o = K_o C^o$$

أو متناسباً مع تركيز مادة التفاعل • أو المقدرة خلال التفاعل ؛ أى مع القيمة الآتية • instantaneous ؛ أى متناسباً مع التركيز ، أو مربع

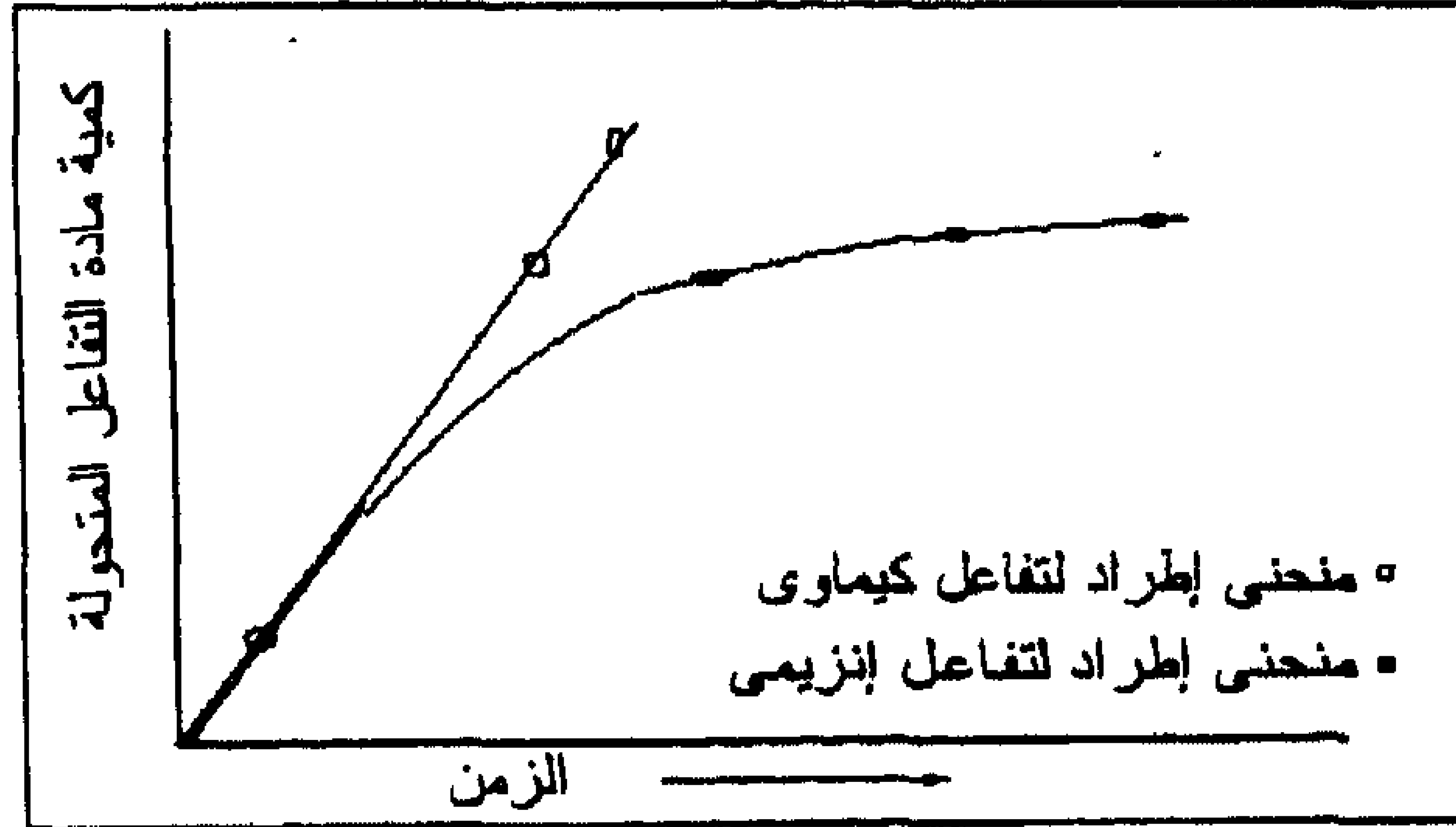
التركيز ، كما فى تفاعل القوة الأولي للتركيز ، والثانية ، علي الترتيب ، حسب المعادلات

$$-\frac{dc}{dt} = K_1 C = K_1 C^1 \ldots First\ order\ reaction$$

$$-\frac{dc}{dt} = K_2 (C \times C) = K_2 C^2 \ldots 2nd\ order\ reaction$$

وفي جميع الحالات الثلاث ، السابقة ، لا يتأثر ثابت المعدل ، أو ثابت سرعة التفاعل ؛ أى ثابت التناسب reaction velocity constant ، or rate K constant

ومن الجدير بالذكر ، أن منحني معدل التفاعل الإنزيمي ، لا يتطابق ، تماماً ، مع معدل التفاعل الكيمائي المتجانس • فمعظم التفاعلات الإنزيمية تأخذ شكل المنحني الآتي ، والموضح للعلاقة بين إختفاء مادة التفاعل ، مع الزمن ، فى وجود الإنزيم •• على عكس منحني الخط المستقيم ، مع التفاعل الكيمائي المتجانس .



رسم تخطيطي يوضح منحني اطراد نموذجي في وجود الإنزيم Ideal progress curve

ويتبين من الرسم التخطيطي إنخفاض المعدل مع الزمن ، في التفاعلات الإنزيمية ، وهو ما يصعب معه وضع معادلات رياضية ، يمكن إستخدامها ، لتقدير معدلات التفاعلات الإنزيمية مع الزمن •

وعلى ذلك ، فإن دراسة التفاعلات الإنزيمية ، تعتمد ، عادة، على قياس السرعة الأولية initial velocity للتفاعلات الإنزيمية ، عند لحظة بدء التفاعل ٠ حيث تكون جميع الظروف معلومة ، تماماً ٠ ثم يرسم علاقة منحنى الإطراد ، مع الزمن ، خلال الفترة الأولي ، فقط ٠ ويحسب معدل التفاعل الإنزيمي من خلال معادلة الخط المستقيم ، المماسى ، المرسوم ، بدءً من نقطة الأصل ، والمعدل ، للجزء الأول ، من منحني الإطراد .

وهنا يجدر الإشارة إلي توضيح ماهية أسباب سلوك منحني الإطراد الإنزيمي بهذا الشكل مع الزمن ؟ .

فقد يرجع إنخفاض معدل التفاعل الإنزيمي ، مع الزمن ، إلي واحد أو أكثر من العوامل الآتية :

١) نقص تركيز مادة التفاعل substrate ، وما يترتب علية ، من إنخفاض درجة تشبع الإنزيم ، بمادة التفاعل .

٢) قد تكون النواتج معيقة للنشاط الإنزيمي ، وقد تشجع زيادة تركيز النواتج ، الإتجاه العكسي للتفاعل ٠

٣) قلة وإنخفاض نشاط الإنزيم ، نتيجة عدم إستقرارة ، في درجة الحرارة ، أو الرقم الهيدروجيني ، لوسط التفاعل .

٤) تغير درجة تركيز ايون الهيدروجين ، أو درجة الحرارة .

٥) وجود ، أو عدم وجود ، المثبطات Inhibitors ، أو المنشطات activarors .

وجميع هذه العوامل ، قد تشترك معاً ، أو يكون لأحدها ، التأثير الواضح ، على معدل النشاط الإنزيمي ، رغم أن سرعة هذا التفاعل ، تصل إلي أقصاها ، عند تحول جميع جزيئات الإنزيم ، والمادة ، إلي المركب المعقد ، المكون من الإنزيم والمادة ، تحت تأثير الإنريم.

مثال تطبيقى

إحسب السرعة القصوي وثابت ميكالس لتفاعل الإنزيم Ethyl – Butyrate , Carboxyl esterase ٠

الحــل :

١- تحضــر تركيــزات متباينــة مــن مــادة التفاعــل Ethyl Butyrate (بالجزيئ/ لتر mole/1) ٠

٢- تضاف الكمية المطلوبة مــن الإنــزيم ، لجميــع التركيــزات ، كــل علــى حدة ، لفتــرة زمنيــة معلومــة ، ثــم تقــدر ســرعة التفاعــل الإنزيمــي Velocity ، بالكشف عــن نــواتج التفاعــل ، بطريقــة غيــر مباشــرة ، حتي الحصول على السرعة القصوي V ٠

٣- برسم منحنــي إطــراء التركيــز ، مــع معــدل التفاعــل ٠ (يلاحــظ أن المنحني الناتج عبارة عن قطاع مع قطع زائد) ٠

٤- تحدد المنطقة الوسطي للمنحني ، والتي يكون عندها قيمة $v = \frac{V}{2}$ ٠

٥- من المنحنى يحدد تركيــز مــادة التفاعــل ، المقابــل للنقطــة الوســطي ، على المنحني ، والمقابلة لقيمة $\frac{V}{2}$

٦- يحسب ثابت ميكالس K_m من معادلة ميكالس السابقة ٠

ويمكن حساب الســرعة القصــوي ، وثابــت ميكــالس ، فــى التفــاعلات الإنزيمية ، بمعادلة خط مستقيم ($y = ax + b$) بدلا من قطع زائد كالتالي :

١- تكرر الخطوات السابقة ، مع عدد قليل ، من تركيزات مادة التفاعل ٠

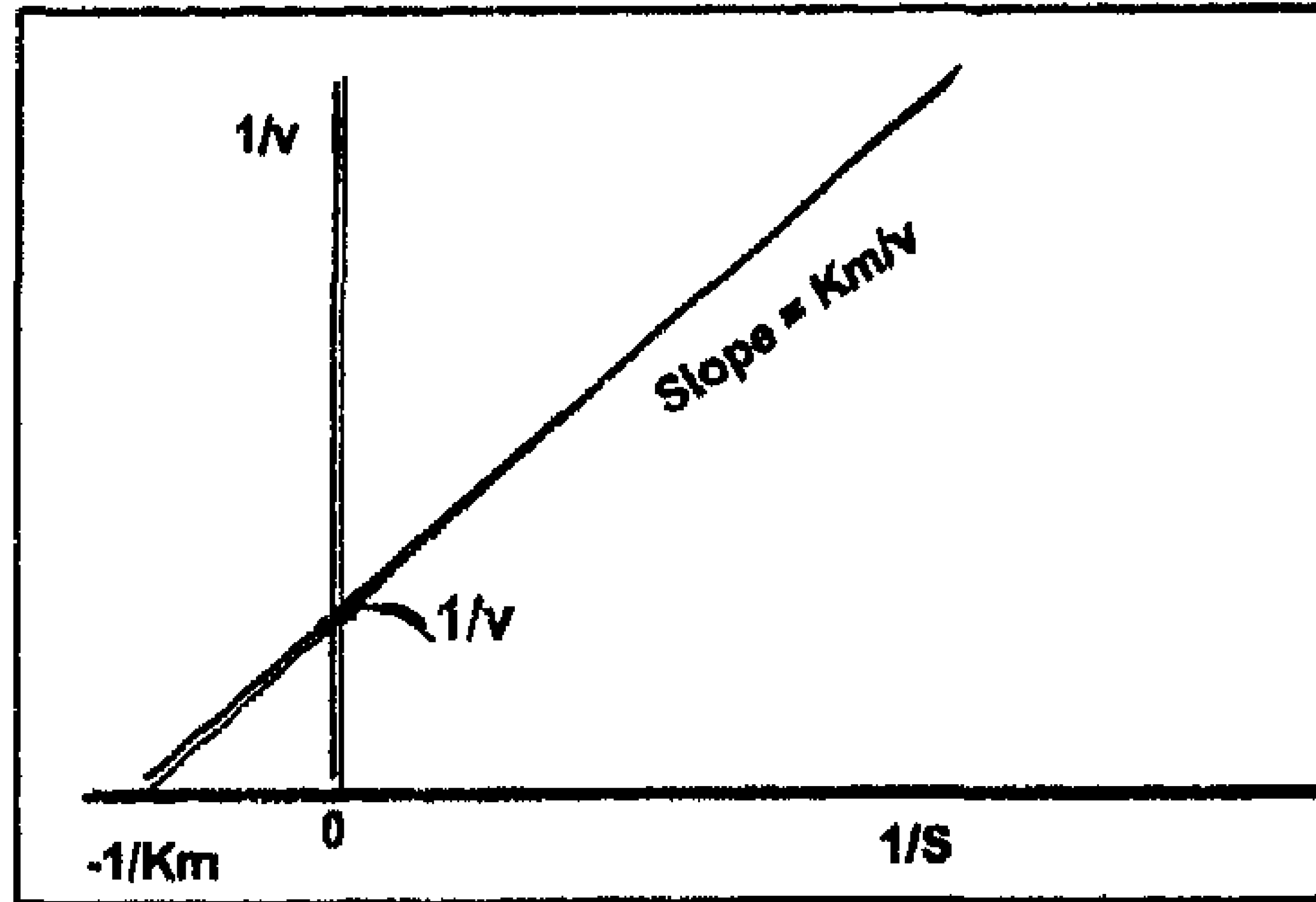
٢- ترسم العلاقة البيانية بين مقلــوب الســرعة $\frac{1}{V}$ ، ومقلــوب التركيــز $\frac{1}{S}$ ٠

وتعــرف هــذه الطريقــة بطريقــة التعبيــر البيــاني للمقلــوب الزوجــي Double reciprocal plot طبقــاً لكــل مــن Linewea ver and Burk ٠ ويلاحظ أن هذه العلاقة ، تظهــر بشــكل خــط مســتقيم ، تتفــق تماماً ، مع معادلة الخط المستقيم ($y = ax + b$) ٠

٣- ووفقاً لمقلوب معادلة ميكاليس ، حيث $\frac{1}{V}$ = تســاوى نقطــة تقــاطع الخــط المستقيم ، مع المحــور الرأســي intercept و $\frac{Km}{V}$ = ميــل Slope هــذا الخط ، يحسب ثابت ميكاليس Km ، V من الشكل ٠

٤- ويعوض عن قيمة $\frac{1}{V}$ ، فى معادلة ميكاليس ، بما قيمتة صفر ، وبذلك تكون :

$$\frac{1}{v}=\frac{Km}{v}\frac{1}{S}+\frac{1}{V}$$



٥- يمكن توضيح العلاقة البيانية السابقة ، بعد ضرب طرفى مقلوب معادلة ميكالس × S فتصبح المعادلة :

$$\frac{S}{V}=\frac{Km}{V}+\frac{1}{V}S$$

فإذا كانت قيمة 1/V = صفر فإنه يمكن حساب قيم K_m ، V حيث K_m/V يعبّر عن ميل الخط المستقيم ، 1/V يعبر عن تقاطعه intercept مع المحور الرأسى · وإمتداد الخط المستقيم يقطع المحور الأفقى ، عند النقطه $1/K_m$ - .

ويلاحظ أن العلاقة بين $\frac{S}{V}$ ، S تظهر بشكل علاقة خط مستقيم أو تتفق معها تماماً ·

الفصل الثالث

ماهية الإنزيمات ؟

- تعريف .
- طبيعة العامل المساعد .
- خفض قيمة طاقة التنشيط فى التفاعلات الإنزيمية .
- الإنزيمات كعوامل ملامسة نموذجية .
- الإنزيمات والطبيعة البروتينية .

الفصل الثالث

ماهية الإنزيمات ؟

تعريف :

الإنزيمـــات Enzymes أو الخمـــائر Ferments هـــي عوامـــل حافزيـــة ، مساعدة ، عضوية ، ذوات طبيعـــة بروتينيـــة ، حيويـــة ؛ أي يخـــتص بإفرازهـــا ، وتخليقها ، النظم الحية ، متخصصـــة ، بدرجـــة ، أو بـــأخري ٠ وظيفتهـــا خفـــض قيمة طاقة التنشيط اللازمة للتفاعل الكيمـــاوي . والإنزيمـــات لهـــا تركيـــب خـــاص ، فهى تحتوي بالإضافة على الشق البروتينـــي ، تحتـــوى علـــى مجموعـــة نشـــطة ، أو فعالة ؛ عضوية أو معدنيـــة ، تمثـــل الشـــق القرينـــى المرافـــق ، أو المســـاعد ٠ والإنـــزيم عامـــل ملامســـة متحـــرك thermolabile ؛ اى لـــه تـــاثير منشـــط للتفاعلات الكيماوية ، فى النظم الحيوية ، والمعمليـــة ، علـــى حـــد ســـواء ٠ يتـــأثر بعوامل عدة ٠ ومعظم التفـــاعلات الإنزيميـــة قابلـــة للإنعكـــاس ، حســـبما تقتضـــية ظروف الخلية الحية ، المنعكس عند وجودهـــا فـــي حالـــة إتـــزان دينـــاميكي ، مـــع ظروف الوسط ٠

وتوجد بعض الإنزيمات في صورة جزيئيـــة ، عديـــدة التعقيـــد التركيبـــى ، والمتشابهات ، تساعد جميعهـــا ذاك التفاعـــل الواحـــد ، فـــي ذات الخليـــة الحيـــة ، تعـــرف هـــذه الصـــور بالمشـــابهات الإنزيميـــة Isozymes ٠ فـــإنزيم Lactate dehydrogenase ، على سبيل المثال ، يوجد فـــي خمـــس صـــور ، جميعهـــا لـــه ذات النشاط الفسيولوجي الواحد ، وجميعها لـــه نفـــس الـــوزن الجزيئـــي ١٣٤,٠٠٠ ، وهي ذات خمس إرتباطات متباينـــة ، لوحـــدتين ببتيـــديتين مختلفتـــين ، وزن كـــل منهمـــا ٣٣٥٠٠ ٠ كمـــا أســـتخلص مـــن نبـــات الـــذرة ١٨ مشـــابهاً إنزيميـــاً للبيروكســـيديز ٠ كمـــا ســـجلت أيضـــاً مشـــابهات إنزيميـــة عـــدة لمجموعـــات الديهيـــدروجينيزات ، والأوكســـيديزات ، والفوســـفاتيزات ، ونـــاقلات مجموعـــة

الأمـــين transaminases ، ونـــاقلات الفوســفات transphosphorylase ، وغيرها ٠

طبيعة العامل المساعد

يعني المفهــوم الكيمــاوي للعامــل المســاعد ، المــادة التــي تســرع مــن التفاعل الكيماوي ، دون أن تستهلك في التفاعل ؛ مثــل البلاتــين ، كعامــل مســاعد ، للتفاعل بين إتحاد الأوكسجين مــع الهيــدروجين ، لتكــوين المــاء ٠ وحمــض الهيدروكلوريك المركز ، كعامل مساعد ، لتحليل السكرزو .

ويعّبر عن كفــاءة العامــل المســاعد ، بعــدد مــولات المــادة المتفاعلــة ، المتحولة في وحدة الزمن ، بمساعدة مول واحد ، من المادة المساعدة .

والإنزيمات عوامل مساعدة ، خاصة بالنظم الحيويــة ، وهــي مــن المــواد المساعدة ، ذات الكفاءة المرتفعة ، للغايــة ٠ فــيمكن للجــزئ الإنزيمــي الواحــد ، أن يساعد في تحويــل ١٠,٠٠٠ – ١,٠٠٠,٠٠٠ جــزئ ، مــن المــادة المتفاعلــة ، في الدقيقة الواحدة ٠ بل يستطيع الإنزيم ، من الناحيــة النظريــة ، ان يســاعد فــي تحويل كميــة غيــر محــدودة ، مــن مــادة التفاعــل ، دون تــأثير علــى نشــاطة الفسيولوجي ، مالم يوجد عوامل أخري مانعة أو مثبطة لنشاطة ٠

وعلى ذلك ، فكمية الإنزيم اللازمــة لإســراع تفاعــل كيمــاوي ، ضــئيلة جداً ، بالمقارنة بكميات مادة التفاعل ، التي تساعد في تحفيز تحويلها ٠

والتعريف ، الكلاسيكي ، للعامل المساعد ، يتلخص فــي أنــه المــادة التــي تسرع من التفاعل الكيماوي ، دون أن تستهلك فيه ، حيــث يظــل كمــا هــو ، دون تغيير ؛ أى أن للتفاعل الكيماوي الإمكانية فــي أن يــتم حتــى فــى غيابــه ، ولــو بسرعه ضئيلة للغاية ٠ أو أن التفاعــل يــتم بمجــرد وجــودة ، دون دخولــة ، فــي التفاعل ، أو اشتراكة فيه .

أما التعريف ، الأكثر دقة ، للعامل المســاعد ، فهــو المــادة التــي تخفــض قيمة طاقة التنشيط ، اللازمة للتفاعل الكيمــاوي ، مــع دخولهــا فــى سلســلة مــن التفاعلات الدائرية ، أو الحلقية .

ويجب أن يكون مفهوما ، أن قوانين الديناميكا الحرارية ، تنطبق على جميع التفاعلات ، بوجود أو عدم وجود ، العامل المساعد . بمعني أن أى تفاعل لكى يتم ، لابد وأن يصاحبة فقد فى قيمة الطاقة الحرة ، لعدم إمكانية تغيير التوازن الديناميكي الحرارى لأى تفاعل .

والإنزيم ، شأنه فى ذلك ، شأن العوامل المساعدة الأخري ، **يتميز بخصائص عدة أهمها :**

١) أنه عامل ملامسة حيوي ؛ أى تختص به النظم الحية .
٢) يدخل فى التفاعل لإسراعه ، حيث يخفض طاقة التنشيط اللازمة له ، ويخرج دون تغير ، فى التركيب ، كما هو ، ودون تغير فى المحتوي الطاقى energy content ، لمدخلات ومخرجات التفاعل .
٣) لا يغيّر من ثابت إتزان التفاعل ؛ لأن الفرق فى قيمة الطاقة الحرة ، بين المواد المتفاعلة ، والمواد الناتجة ، لا يتوقف على الطريقة ، التي تمكنت بها المواد المتفاعلة ، من عبور المانع الطاقي ،. وهذا الفرق ثابت ، فى وجود أو غياب ، العوامل المساعدة (الإنزيم) .
٤) وترجع أهميتها ، فقط ، إلى خفض قيمة طاقة التنشيط اللازمة للتفاعل ، بتكوين معقد نشط ، ناتج عن إرتباط الإنزيم ، مع مادة التفاعل ، برابطة ضعيفة ، تنتهى بظهور نواتج التفاعل . ويتميز هذا المعقد ، بانخفاض طاقته التنشيطية اللازمة لتحويلة .
٥) الإنزيمات ، كعوامل مساعدة ، تتميز بفاعليتها ، عند التركيزات المنخفضة. فجزئ إنزيمي واحد ، يمكنة تحويل حوالي ٣٠٠ – ٤٠٠ جزئ ، من مادة التفاعل ، فى الثانية الواحدة ، عند درجة حرارة الخلية الحية .

٦) الإنزيم متخصص ، بدرجة أو بأخري ، فلكل إنزيم مادة تفاعل ، أو مجموعة مواد تفاعل ، طبقاً لدرجة تخصصة ، وقد يكون التفاعل مزدوجاً ؛ كما فى تفاعلات الأكسدة والإختزال ٠

٧) قد يقل النشاط الإنزيمي ، أو يزيد ، في وجود مواد ، خاصة ، في وسط التفاعل ؛ كالمثبطات ، والمنشطات أوغيرها ٠

من هذه الخصائص ، وغيرها ، يتبين تشابه الإنزيمات ، مع العوامل المساعدة ، الإخري ، في عدة خصائص ؛ أهمها الفعالية عند التركيزات المنخفضة

خفض قيمة طاقة التنشيط فى التفاعلات الإنزيمية

تقوم الإنزيمات ، المتخصصة ، في الإسراع من تفاعلات كيمائية معينة ، داخل الخلايا الحية ، وهي تفاعلات لا تتم خارج الخلية ، بمعدل محسوس ، إلا في درجات حرارية عالية ٠ ويرجع ذلك ، لكونها خافضة لطاقة التنشيط اللازمة للتفاعل ، كعوامل مساعدة حيوية ٠

ولتوضيح أهمية العامل المساعد ، في خفض قيمة طاقة التنشيط ، للتفاعل الكيماوي ، نفترض وجود عدة إحتمالات لتفاعلات كيماوية مختلفة ، تتم مع مادة التفاعل الأم ٠ فإن الذي يحدد إحتمالية التفاعل ، في المرتبة الأولي ، هو قيمة طاقة التنشيط اللازمة ، لكل إحتمال ، وليس مقدار الخفض في قيمة الطاقة الحرة ٠ فالتفاعل الذي يحتاج لطاقة أقل تنشيط ، رغم أن خفض الطاقة الحرة فيه اقل من التفاعلات الأخري الممكنة ، هو الذي يتم على الأرجح ٠

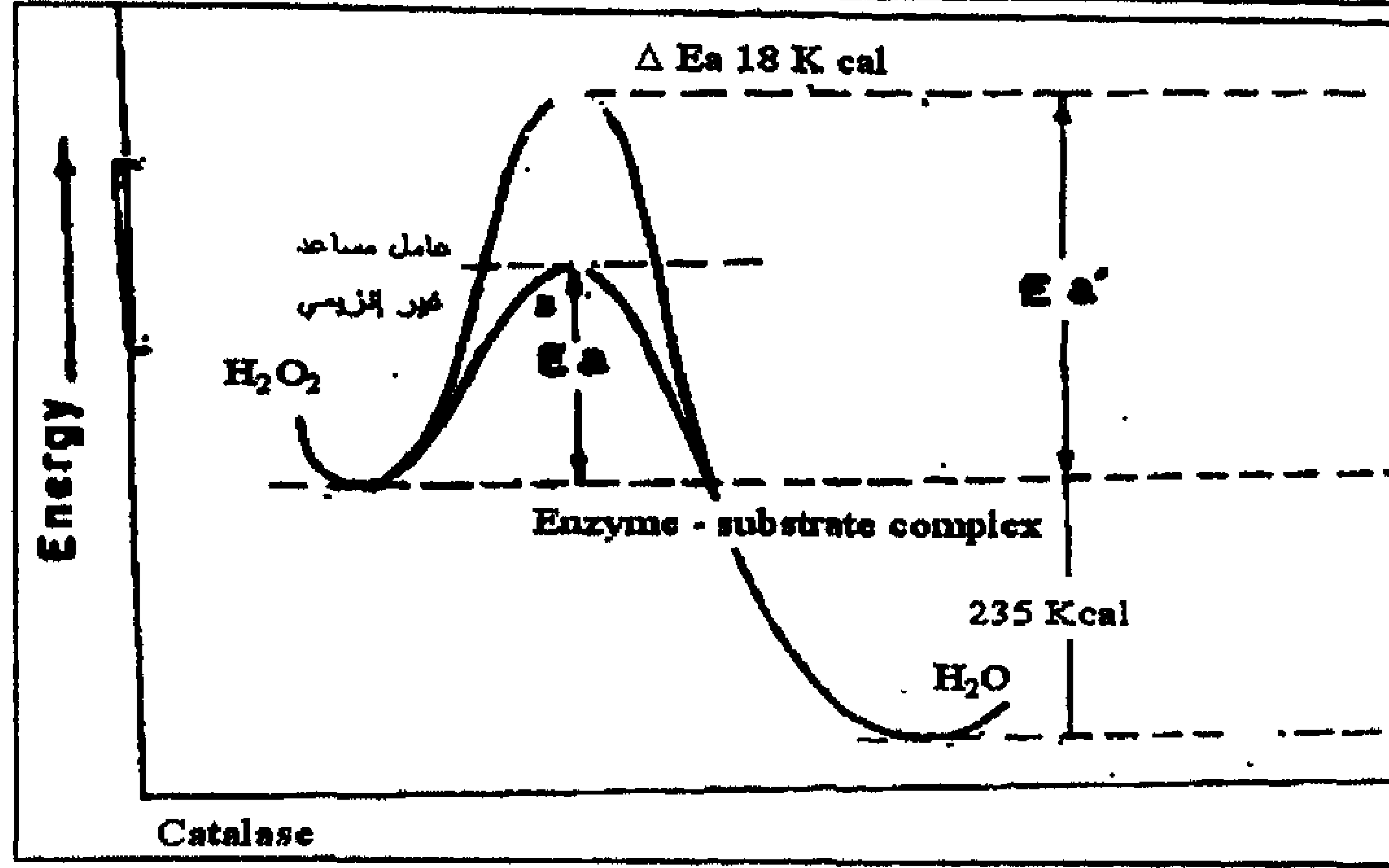
ومن ناحية أخري ، فإن معظم جزيئات مواد التفاعل ، تحتوي على طاقة حركية متوسطة ، والقليل منها يحتوي على محتوي طاقي يزيد عن هذا المتوسط ، نتيجة لما تتعرض له الجزيئات ، من تصادمات عشوائية entropy

، وهي التي تعرف بالجزيئات الغنية في الطاقة energy rich • أو قد يقل عن المتوسط ، كما في الجزيئات الفقيرة بالطاقة energy poor •

وتستطيع الجزيئات التي يزيد محتواها من الطاقة ، عن الحد المتوسط ، تستطيع هذه الجزيئات فقط ، أن تتفاعل تلقائياً • أما الجزيئات الأخري ، فتحتاج إلي طاقة تنشيط activation energy ، لدفع مستواها الطاقي ، لحد يتخطي معه ، الحد المتوسط ، اللازم للتفاعل ، ويصبح قادراً على التفاعل •

وهذا الحد ، أو الحاجز الطاقي ، الذي يتخطاه الجزئ ، بطاقة تنشيط خارجية ، يتباين من مادة إلي إخري ، ولو أنه لازم ، في الحالتين ، للرقي بالجزئ المتفاعل ، إلي حد إعادة ترتيب بنائة الإلكتروني ، ويتحول إلي ناتج جديد ، أكثر إستقراراً •

وعلى ذلك ، فالإنزيم ، أو العامل المساعد الحيوي ، تكون وظيفته إذن ، هو خفض قيمة طاقة التنشيط اللازمة للتفاعل المرغوب به ، بدرجة تجعل له الأولوية ، فى التفاعل ، عن غيرة من التفاعلات الممكنة • وهي طريقة هامة ، يجب أن يلتفت إليها ، للتحكم في معدل ، وإتجاه ، سير التفاعلات الحيوية • وهذا المعدل لا يتناسب مع العدد الكلي لجزيئات المادة المتفاعلة ، وإنما يتناسب مع عدد تلك الجزيئات التي يتوافرلها طاقة التنشيط اللازم لعبور هذا الحاجز الطاقى • ومن الطبيعي ، أن يتناسب ذلك طردياً ، مع إرتفاع درجة الحرارة ، وفى حدود درجة الحرارة المثلي ، اللازمة لعمل الإنزيم ، مع ثبات العوامل الإخري ؛ كحموضة الوسط ، وتراكم نواتج التفاعل ، أو وجود العوامل المعيقة لنشاط الإنزيم ، أو غيرها •



رسم بياني يوضح خفض طاقة التنشيط اللازمة لتحليل H_2O_2 إلي ماء بفعل إنزيم الكتاليز

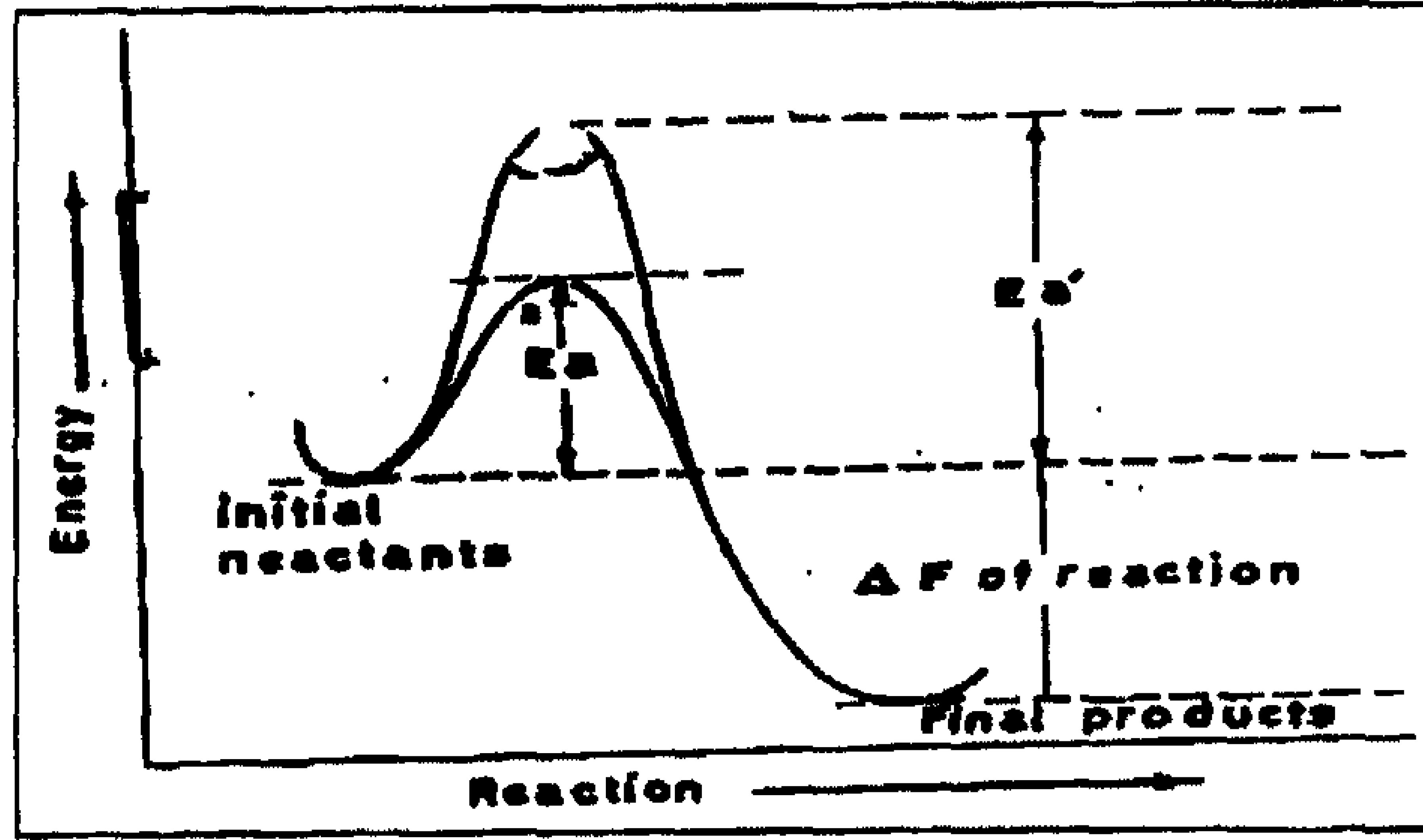
ويتبين من المنحني الموضح ، فعل إنزيم الكتاليز Catalase ، في خفض طاقة التنشيط اللازمة لتحليل فوق أكسيد الهيدروجين ، حيث :

ΔEa = طاقة التنشيط في غياب الإنزيم و ΔEa - = طاقة التنشيط في وجود الإنزيم و c ``ΔEa = طاقة التنشيط لمعقد الإنزيم – مادة التفاعل Δ .

وكلما زادت قدرة العامل المساعد ؛ على خفض قيمة طاقة التنشيط ، كلما زادت كفاءته • ويلاحظ أن ، سرعة التفاعل ، تتناسب مع تركيز العامل المساعد ، مع ثبات العوامل الإخري المؤثرة • كما يلاحظ أن ، خفض طاقة التنشيط ، يتم عن طريق تكوين مركب وسطي ، بين العامل المساعد ، ومادة التفاعل الأم • وهي حالة إنتقالية ، للمواد المتفاعلة (مادة التفاعل + العامل المساعد) • وهذا المعقد الإنتقالي ، يعتبر مركباً نشطاً يحتاج لطاقة تنشيط أقل مما تحتاجة مادة التفاعل ، ويوجد فى حالة إتزان مع المواد المتفاعلة ؛ بمعني أنه يمكن لفوق أكسيد الهيدروجين أن يتحلل ، فلا بد له من الوصول إلي مستوي طاقى معين • وفى جميع الأحوال ، فإن العلاقة بين معدل التفاعل ، وطاقة التنشيط ، ماهي إلا علاقة شبة سالبة ، يعبر عنها بالصيغة :

$$\text{Rate} = Ce^{-Ea/RT}$$

أي أن النقص الذي يطرأ علي طاقة التنشيط هو ما يتسبب عنه زيادة كبيرة في معدل التفاعل . حيث C = قيمة ثابتة ، e = 2.7183 (أساس اللوغاريتم الطبيعي nature logarithms) , Ea = طاقة التنشيط ، R = 1.987 ثابت الغازات ، T=273 درجة الحرارة المطلقة ٠



شكل تخطيطي يوضح طاقة تنشيط تفاعل كيماوي في وجود الإنزيم (Ea) ، وفي غيابه (Ea`)

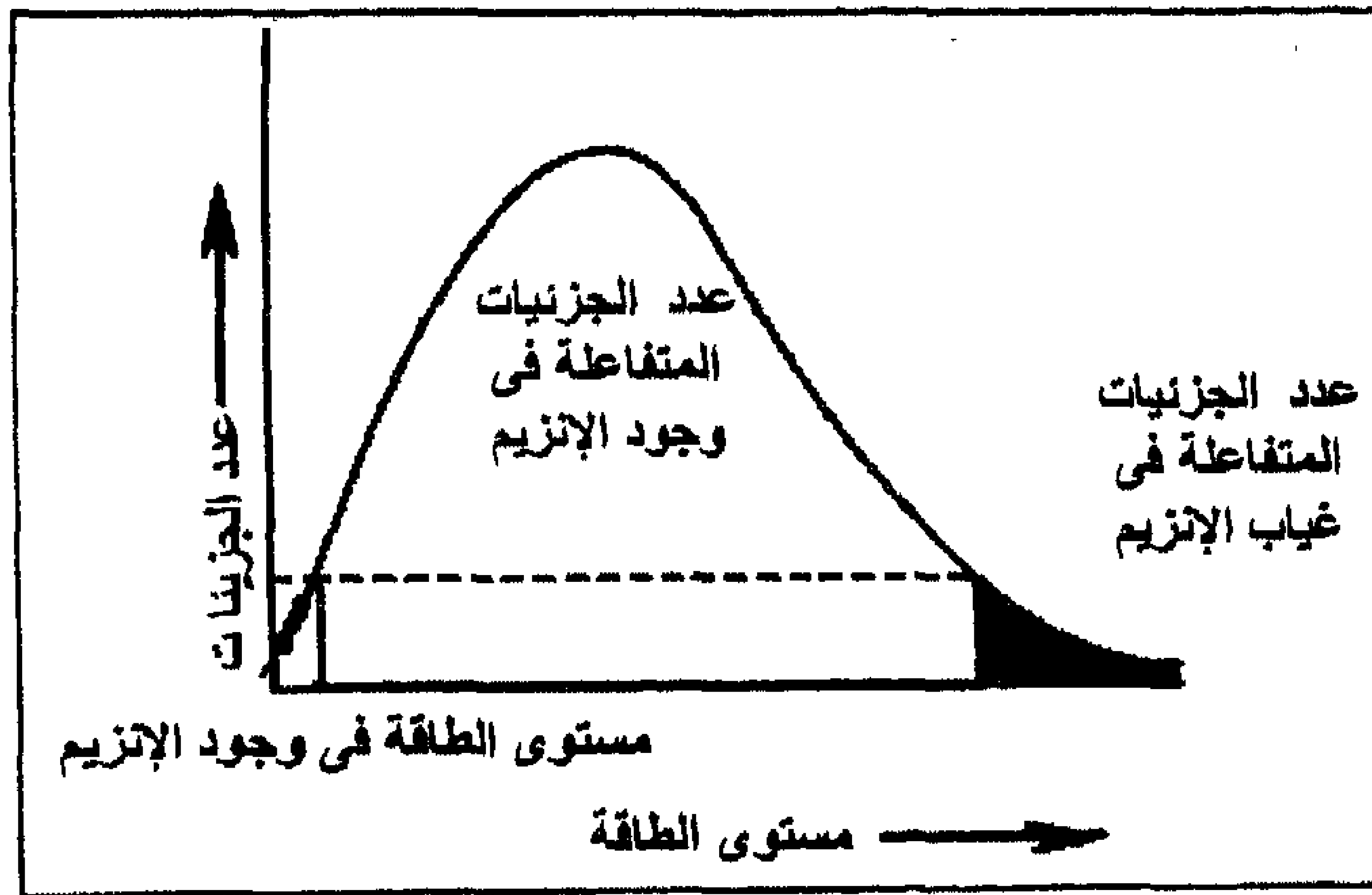
ويقوم العامل المساعد بخفض قيمة هذا المستوي ، المستوي اللازم لتكوين المركب النشط (معقد مادة التفاعل + المادة المساعدة) ٠

ويبين الجدول الآتي تأثير بعض العوامل المختلفة (الحيوية والغير حيوية) على خفض طاقة التنشيط ، وبالتالي سرعة التفاعل ، اللازم لتحليل فوق أكسيد الهيدروجين ٠

العامل المساعد	طاقة التنشيط K cal/Mole H_2O_2	كمية الجزيئات النشطة للتفاعل	الزيادة النسبية في سرعة التفاعل
بدون	١٨	$١,٣ \times ١٠^{-١٣}$	١
اليود	١٤	١×١٠^{-٧}	٨×١٠^{٢}
البلاتين	١٢	٣×١٠^{-٩}	٢×١٠^{٤}
إنزيم الكتاليز Catalase	>٢	$>٤ \times ١٠^{-٢٠}$	$< ٣ \times ١٠^{١١}$

ويتبين من نتائج هذه التجربة ، أن طاقة التنشيط فى وجود الإنزيم ، أقل بكثير ، فى عدم وجوده ، أي أن الإنزيم يخفض قيمة طاقة التنشيط بقدر أكبر ، بكثير ، من العوامل الملامسة المساعدة الأخري ، مما يؤدى إلي زيادة نسبة الجزيئات ، التي تعبر الحاجز الطاقى ، فى وحدة الزمن ، فيزداد معدل التفاعل ، وكلما زاد تخصص Specificity العامل المساعد ، اللازم للإتحاد مع مادة التفاعل الأم ، زاد معه سرعة التفاعل ، دون غيرة من العوامل ، كما أن جزيئات أى مادة متفاعلة ، ليست ذات قدرة تفاعلية متكافئة .

وتوضح التجارب العديدة ، فى هذا المجال ، أن العوامل المساعدة الحيوية (الإنزيمات) ذات قدرة تخصص أعلي دائماً ، من العوامل المساعدة الإخري ، كما لها كفاءة تفاعلية ، مع مادة التفاعل الأم ، أعلي بكثير عن المنشطات ، أو العوامل المساعدة ، الغير عضوية ، كما يوضحة منحني Maxwell الآتي :



رسم بيانى يوضح منحنى Maxwell الذي يوضح عدد الجزيئات الموجودة فى مستويات الطاقة المختلفة

ومن الجدير بالملاحظة ، أن وجود الإنزيم ، فى الخلية الحية ، أو عدم وجودة ، يتوقف على وجود مادة التفاعل الخاصة به : طبقاً لظروف كل خلية ، فقد تتخلق ، أو يزداد نشاط ، بعض الإنزيمات النوعية ، فى البذور الساكنة ، عند إنباتها ، أو عند تعرضها لظروف بيئية غير طبيعية ، أو غير

ذلك ، فإنزيمات التحليل المائي ، لا ينشط ، معظمهـا ، إلا عند الظـروف البيئيـة الغير ملائمة • لأن في عملها ، خفض كبير فى الطاقـة • وعلـى سـبيل المثـال ، يحلل السكريز Sucrase (invertase) ، سكر السكروز ، مائيـاً ، حيـث يتحـد معـه مكونـاً معقـد الإنـزيم + السـكروز enzyme substrate complex ، فتنخفض طاقة التنشيط اللازمة لتفككه ، ثـم يتحـرر الإنـزيم ، ويتفكـك السـكروز لمكوناتة • وهذا التفاعل ، تفاعـل فاقـد للحـرارة exo thermic ، نتيجـة لتفكـك الرابطة الجلوكوسيدية ، بـين مكونـات السـكروز (جلوكـوز + فركتـوز) • وقـد قدرت قيمة فاقد ، الحـرارة بحـوالي 3000 سـعر حـرارى ، لكـل مـول ، مـن السكروز •

الإنزيمات كعوامل ملامسة نموذجية Enzymes as an Ideal Catalysts

سـبق ان ذكرنـا ، أن الإنـزيم عامـل ملامسـة متحـرك Catalytic thermolabile ؛ بمعني أنه يقـوم بعملـة كعامـل مسـاعد ، داخـل ، وخـارج ، الخلايـا ، والأنسـجة الحيـة ، علـي خـلاف عوامـل الملامسـة الثابتـة Thermostable ؛ مثـل الفيتامينـات ، والهرمونـات النباتيـة ، والتـي ، تبـدو وأنها ، تستهلك فى التفاعـل الكيموحيـوي ، داخـل الخلايـا ، والأنسـجة الحيـة ، فقط وليس خارجها ، حيث تفقد وظيفتها •

ويتصف عامل الملامسة ، النموذجي ، بـثلاث صـفات رئيسـية ، تتـوافر جميعها فى الإنزيمات ، وهي :

١- كونة فعالاً عند التركيـزات المنخفضـة جـداً ، وتتناسـب درجـة تغيـر التفاعل ، مع كميتة ، طردياً •

٢- عدم تغير تركيبة الكيماوي ، خلال ، وأثنـاء ، التفاعـل عـادة • بصـرف النظـر ، عـن التغيـرات الطبيعيـة ، أو الفيزيقيـة ، كإنعـدام الشـكال البلوري .

٣- لا يؤثر على نقطة إتزان التفاعل ، فهـو يقـوم بوظيفتـة ، عـادة ، عنـد تقارب ثابت الإتزان ، على جانب التفاعل .

الإنزيمات والطبيعة البروتينية

والإنزيمات ذات طبيعة بروتينية ، فهي تتشابة مع البروتينات ، في كثير من الصفات ، أهمها :

١- تتخلق داخل الخلايا الحية ، من خلال العمليات الحيوية ، بطريقة ، مشابهة ، إلي حد كبير ، بآلية وميكانيكية تخليق البروتينات ، من الأحماض الأمينية

٢- أوزانها الجزيئية مرتفعة ؛ فهي تقدر ، في المتوسط ، بحوالي 100.000 وحدة (كيلو دالتون) ٠وقد تزيد عن ذلك ، كما في إنزيم Urease ، الذي يبلغ وزنة الجزيئي حوالى 438000 وحدة ٠ وقد تنخفض إلي 127000 وحدة ، كما فى إنزيم Ribonuclease ٠

٣- تتركب الإنزيمات ، المتبلورة ، من عناصر الكربون ، والنتروجين ، والأوكسوجين ، والكبريت ، بنسبة متماثلة ، مع نسبها ، في جزئ البروتين .

٤- تتماثل نواتج تحليل البروتين الإنزيمي ، مع نواتج تحليل جزئ البروتين .

٥- للإنزيمات نقطة تعادل كهربي ، كما فى البروتينات٠

٦- عند حقن الإنزيمات ، في حيوانات التجارب ، كأنتيجين ، يتكون عن ذلك أجسام مضادة ، تماماً كما يحدث عند حقن البروتينات ٠

٧- كما فى البروتينات ، تؤثر درجة الحرارة على نشاطها ٠ وتختلف درجة تأثير النشاط تبعاً لدرجة الحرارة ٠ وتتجلط ، أو تتجمع ، جزيئتاها ، عند درجة الحرارة المميتة ، وتفقد حيويتها بطريقة غير عكسية ٠

٨- يمكن فصلها بالتمليح ، في محاليل الأملاح المتعادلة ، وترسيبها بالجواهر الكشافة ، التي ترسب البروتينات ، من محاليلها ؛ مثل حمض البكريك ، وحمض الفوسفوتنجستيك .

٩- الإنزيمات – تماماً – مثل : البروتينات ، قابلة للذوبان في الماء ، ومحاليل الأملاح المخففة ، والكحول المخفف ، كما تذوب في الجليسرول المخفف ، ولكنها لا تذوب في الماء الكحولي .

١٠-تماماً ، مثل البروتينات ، الإنزيمات ذات طبيعة أمفوتيرية ؛ نظراً لطبيعتها الكهربية electric nature ، فتحمل جزيئاتها عدة شحنات كهربية ، موجبة وسالبة ، لوجود مجاميع الأمين ، والكربوكسيل ، والمجاميع الإخري المتأينة • كما تتأين ، في الظروف المناسبة ، من درجة الحموضة ، المجاميع الحرة ، إلي أيونات ، سالبة أو موجبة ، وينعكس ذلك على النشاط الإنزيمي .

١١-الإنزيمات بطيئة الإنتشار ، في النظم الحية ، فهي لا تنفذ خلال الأغشية السيتوبلازمية إلا بصعوبة ، وتحت ظروف خاصة .

الفصل الرابع

تسمية الإنزيمات وتصنيفها

- نظم تسمية الإنزيمات .
- نظم تصنيف الإنزيمات .
- تسمية الإنزيمات الغير نشطة .
- المجموعات الإنزيمية :
  - مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال .
  - مجموعة الإنزيمات الناقلة .
  - مجموعة الإنزيمات المحللة (الهاضمة) .
  - مجموعة إنزيمات الهدم والتكسير .
  - مجموعة إنزيمات التشابه .
  - مجموعة إنزيمات البناء والتكثيف .

الفصل الرابع

تسمية الإنزيمات وتصنيفها

نظم تسمية الإنزيمات : Naming of Enzymes

لم يخضع نظام تسمية الإنزيمات ، قديماً ، لأى نظام علمي محدد ، أو ثابت ٠ فقد عرف الإصطلاح ، نفسة ، بالعديد من الأسماء ٠ منها الخمائر Ferments ، والعوامل الحفزية Catalyste Factor ، وعوامل الملامسة ، والحوافز الإحيائية Biological Catalysts ، والعوامل المساعدة البروتينية Catalytic Proteins ، وغيرها ٠ وتعدد الأسماء كان للتشكك في كنه ، وطبيعة ، وتركيب ، هذه العوامل ٠ وقد إستقر ، الأمر في التسمية ، بعد إفتراح Kühne ، الألمانى ، بتسميتها بالإنزيمات ٠

وبعد إمكانية فصل ، وتسمية ، الإنزيمات ، ومعرفة طبيعتها ، ظهر الكثير من المتناقضات فى إختيار أسماء لهذه العوامل المكتشفة (الإنزيمات) فلم يكن هناك للتسمية ٠ رغم أن بعضها كان ذو دلالة تعبّر عن أسماء مكتشفيها ، أو مصدرها ، أو طريقة إستخلاصها ٠ إلا أن معظم الأسماء المقترحة كانت أسماء غير ذات دلالة معينة ، وبعضها كانت أسمائها مضللة ، لنوع التفاعل ، الذي تساعد فية ، وطبيعتة ، والبعض الآخر ذو إسمين ، مختلفين ، أو أكثر ، مثل الأنفرتيز و السكاريز Sacharase وسكريز Sucrase ٠ فالأسماء الثلاثة لإنزيم واحد ، يعمل على تحليل السكروز (مادة التفاعل) اليمينية الدورة + ٦٦,٥° ، إلي كميتين ، متساويتين ، من الجلوكوز اليميني الدورة (+٥٢,٢°) ، وفركتوز يساري الدورة (> -٩٢,٠٠°) ٠ ويرجع إطلاق إسم Invertase ، علي الإنزيم ، إلي كون الخليط ، الناتج عن التحليل ، يساري الدورة (-٣٩,٨°) ٠ ولذلك أطلق ، على هذا الخليط ، سكر متغير ، أو مقلوب ، Invert suger ٠ وعلى عملية التحليل ، تحويل ،

أو إنقلاب ، Inversion ، والأخير كان معروفاً بقدرته التحليلية ، للجزيئات البروتينية ، الصغيرة فقط ؛ مثل ثنائي وثلاثي اللببتيد ٠

كما أطلق الإسم ، نفسه ، على أكثر من إنزيم ، مختلف الدلالة ٠ ومن أمثلة ذلك Proteinase , Proteases ، وهما مرادفان ، كانا يعرفان بالإنزيمات التي تساعد في تحويل الجزيئات الكبيرة من البروتينات الطبيعية ، إلى مكوناتها ٠ وكذلك إنزيمات Pepsin , Trepsine , Peptidases ، وجميعها أسماء أصبحت ، في الوقت الحاضر ، ليست ذات دلالة خاصة ٠ فقد أوضحت النتائج ، إختلاف التأثير ، بإختلاف مادة التفاعل ، وطبيعة ، ونوع ، المجاميع الفعالة بها ، كما تختلف بإختلاف التخصص الإنزيمي ، ولا يعتمد التصنيف ، أو التسمية ، علي حجم جزيئات مادة التفاعل ٠

ومع زيادة أعداد الإنزيمات المكتشفة ، وإختلاط أسمائها ، وإنعدام دلائلها ، بذلت عدة محاولات ، لوضع نظام تصنيفي لها ، بدأ بإقتراح وضع المقطع ase ، فى نهاية إسم المادة ، التي تؤثر عليها (مادة التفاعلsubstrat) ؛ أى التي يعمل عليها الإنزيم ، سواء كانت هذه المادة مركباً بسيطاً ، أو مجموعة مركبات معقدة . فإذا كانت المادة المتفاعلة ، سكر القصب Sucrose ، يسمي الإنزيم Sucrase ؛ أى الإنزيم الذي يساعد فى تحليل سكر القصب ٠ واليوريز Urease ، هو الإنزيم الذي يساعد فى تحليل اليوريا . والمالتيز Maltase ، هو إنزيم تحليل المالتوز ، وهكذا . . . أما إذا كانت مادة التفاعل مركبات معقدة ، مثل البروتين ، يطلق على الإنزيم Proteinase أو Protease ٠

ومع كثرة الإنزيمات المكتشفة ، نادى البعض بتسمية الإنزيمات على حسب إسم التفاعل ، التي تساعد فيه ، مع إضافة نفس المقطع ase ٠ فإنزيمات Oxidases ، تساعد فى الأكسدة oxidation . وإنزيمات Hydrolases ، تساعد في تفاعلات التحلل المائيhydrolysis . وإنزيم Carboxylase ، يساعد فى تفاعل إضافة ثاني أكسيد الكربون

carboxylation ٠ وإنزيمات الفسفرة Phosphorylizing enzymes(Phosphorylase) ، هي التي تساعد في تفاعلات المشتقات الفوسفورية٠ وإنزيم Deaminase ، يساعد في نزع مجاميع الأمين ٠ وإنزيم Transaminase يساعد في نقل مجاميع الأمين ٠ وإنزيم Amino hydrolase ، يساعد في التحليل المائي للمركبات المحتوية على مجموعة الأمين وهكذا ٠٠٠

وهذه الإقتراحات يمكن إعتبارها حالياً ، إقتراحات لتسميات عامة للإنزيمات ٠ لاتوضح بدقة نوع مادة التفاعل وإتجاهه ، ولا تستطيع إستيعاب الإنزيمات الجديدة ، التي نكتشفها ، يوماً بعد يوم ، فقد يكون للمجموعة الإنزيمية ، الواحدة ، أكثر من تفاعل ، أو مادة تفاعل ٠

وفي عام 1956 شكلت لجنة الإنزيمات Enzyme commission ، بمعرفة الإتحاد الدولي للكيمياء الحيوية ، وقد كلفت اللجنة بوضع نظام تصنيفي ، عالمي ، للإنزيمات ٠ على أن يشتمل على الإنزيمات المكتشفة ، ويستوعب ما سوف يكتشف بعد ، مع تصحيح الأخطاء الشائعة في التسميات القديمة ٠ وقدمت هذه اللجنة إقتراحها ، إلي الإتحاد ، والذي إعتمدة في عام 1961 ٠

ويتلخص نظام التسمية هذا ، باستخدام اسم مادة التفاعل ، كاملاً ، مضافاً إليه ، كلمة ، تدل ، بوضوح ، على نوع التفاعل ، الذي تحفزة أو تساعده .

نظام تصنيف الإنزيمات

وفيه تم تصنيف الإنزيمات إلي مجموعات Classes ، كل مجموعة تساعد ، أو تحفز ، تفاعلات متشابهة ، أو متماثلة ٠ وكل مجموعة Class ، تضم تحت مجموعات sub classes ، كل منها ، ذات تخصص دقيق ، يتصل بطبيعة التفاعل ، الذي تحفزة ، كل تحت مجموعة ٠ ثم صنفت تحت

المجموعة ، إلى تحت تحت مجموعات sub-sub classes كل منها ، ذو تخصصية ، أكثر دقة ، لنوع التفاعل ، الذي تحفزه إنزيماتها • وقد إختارت اللجنة ، لكل تحت تحت مجموعة ، إسماً مميزاً ، للتخصص الإنزيمي الدقيق ، أطلقته عليها ،ثم قامت اللجنة ، بترتيب الإنزيمات ، وترقيمها numbering of enzymes ، داخل كل تحت تحت مجموعة ، بنظام خاص ، دقيق ، يرتبط ، إرتباطاً وثيقاً ، بالنظام التصنيفي • وقد أخذ في هذا النظام ، عدة إعتبارات ؛ أهمها طبيعة العوامل المانحة ، والمستقبلة ، ونوعها .

ويتيح هذا النظام بذلك ، الفرصة لإضافة إي إنزيم جديد ، في قائمة تحت تحت المجموعة ، بمجرد إكتشافة ، دون أن يغير ذلك في الترتيب ، أو الأرقام ، ودون أن يتطلب ذلك إعادة الترتيب . كما يترك ، هذا النظام ، المجال مفتوحاً ، أمام إنشاء تحت تحت مجموعات جديدة ، أو تحت مجموعات ، دون تغيير في أوضاع ، أو أسس ، النظام التصنيفي للإنزيمات . وهو ما سنوضحة بالفصل التالي من هذا المبحث .

ويوضح الجدول الآتي ، مفاتيح النظام التصنيفي للإنزيمات ، وترقيمها ، كما ، اقترحت اللجنة وأقره الإتحاد الدولي للكيمياء الحيوية .

مفاتيح ترقيم الإنزيمات وتصنيفها

KEY TO NUMBERING AND

CLASSIFICATION OF ENZYMES

1. OXIDOREDUCTASES .
   - 1.1. Acting on the CHOH group of donors .
     - 1.1.1. With NAD or NADP as an acceptor .
     - 1.1.2. With a cytochrome as an acceptor .
     - 1.1.3. With O_2 as an acceptor .
     - 1.1.99. With other acceptors .
   - 1.2. Acting on the aldehyde or Keto-group of donors .
     - 1.2.1. With NAD or NADP as an acceptor .
     - 1.2.2. With a cytochrome as an acceptor .
     - 1.2.3. With O_2 as an acceptor .
     - 1.2.4. With lipoate as an acceptor .
     - 1.2.99. With other acceptors .
   - 1.3. Acting on the CH-CH group of donors .
     - 1.3.1. With NAD or NADP as an acceptor .
     - 1.3.2. With a cytochrome as an acceptor .
     - 1.3.3. With O_2 as an acceptor .
     - 1.3.99. With other acceptors .
   - 1.4. Acting on the CH-NH_2 group of donors .
     - 1.4.1. With NAD or NADP as an acceptor .
     - 1.4.3. With O_2 as an acceptor .
   - 1.5. Acting on the C-NH group of donors .
     - 1.5.1. With NAD or NADP as an acceptor .
     - 1.5.3. With O_2 as an acceptor .
   - 1.6. Acting on $NADH_2$ or $NADPH_2$ as donors .
     - 1.6.1. With NAD or NADP as an acceptor .
     - 1.6.2. With a cytochrome as an acceptor .
     - 1.6.4. With a disulphide compound as an acceptor .
     - 1.6.5. With a quinine or related compound as an acceptor .
     - 1.6.6. With a nitrogenous group as an acceptor .
     - 1.6.99. With other acceptors .
   - 1.7. Acting on other nitrogenous compounds as donors .
     - 1.7.3. With O_2 as an acceptor .

1.7.99. With other acceptors .
1.8. Acting on sulphur groups of donors .
1.8.1. With NAD or NADP as an acceptor .
1.8.3. With O_2 as an acceptor .
1.8.4. With disulphide compounds as an acceptor.
1.8.5. With a quinine or related compounds as an acceptor .
1.8.6. With a nitrogenous group as an acceptor .
1.9. Acting on heam groups of donors .
1.9.3. With O_2 as an acceptor .
1.9.6. With a nitrogenous group as an acceptor .
1.10. Acting on diphenols and related substances as donors .
1.10.3. With O_2 as an acceptor
1.11. Acting on H_2O_2 as an acceptor .
1.98. Enzymes using H_2 as reductant .
1.99. Other Enzymes using O_2 as oxidant .
1.99.1. Hydroxylases .
1.99.2. Oxygenases .

2. Transferases .
2.1. Transferring one-carbon groups .
2.1.1. Methyltransferases .
2.1.2. Hydroxymethyl- , formyl-and related transferases .
2.1.3. Carboxyl-and carbamyltransferases .
2.2. Transferring aldehydic or ketonic redidues .
2.3. Acyltransferases .
2.3.1. Acyltransferases .
2.3.2. Aminoacyltransferases .
2.4. Glycosyltransferases .
2.4.1. Hexosyltransferases .
2.4.2. Pentosyltransferases .
2.5. Transferring alkyl or related groups .
2.6. Transferring nitrogenous groups .
2.6.1. Aminotransferases .
2.6.2. Amidinotransferases .
2.6.3. Oximinotransferases .
2.7. Transferring phosphorus-containing groups .
2.7.1. Phosphotransferases with an alcohol group as acceptor.

- 2.7.2. Phosphotransferases with a carboxyl group as acceptor.
- 2.7.3. Phosphotransferases with a nitrogenous group as acceptor .
- 2.7.4. Phosphotransferases with a phosphor-group as acceptor .
- 2.7.5. Phosphotransferases , apparently intramolecular .
- 2.7.6. Pyrophosphotransferases .
- 2.7.7. Nucleotidyltransferases .
- 2.7.8. Transferases for other substituted phosphor-groups .

2.8. Transferring sulphur-containing groups .
- 2.8.1. Sulphurtransferases .
- 2.8.2. Sulphotransferases .
- 2.8.3. CoA- transferases .

3. HYDROLASES .

3.1. Acting on ester bonds .
- 3.1.1. Carboxylic ester hydrolases .
- 3.1.2. Thiolester hydrolases .
- 3.1.3. Phosphoric monoester hydrolases .
- 3.1.4. Phosphoric diester hydrolases .
- 3.1.5. Triphosphoric monoester hydrolases .
- 3.1.6. Sulphuric ester hydrolases .

3.2. Acting on glycosyl compounds .
- 3.2.1. Glycosyl hydrolases .
- 3.2.2. Hydrolyzing N- glycosyl Compounds .
- 3.2.3. Hydrolyzing S- glycosyl Compounds .

3.3. Acting on ether bonds .
- 3.3.1. Thioether hydrolases .

3.4. Acting on peptide bonds (Peptide hydrolases) .
- 3.4.1. α-aminoacidohydrolases .
- 3.4.2. α-carboxypeptide aminoacidohydrolases .
- 3.4.3. Dipeptide hydrolases .
- 3.4.4. Peptide peptidohydrolases .

3.5. Acting on C-N bonds other than peptide bonds .
- 3.5.1. In linear amides .
- 3.5.2. In cyclic amides .

- 3.5.3. In linear amidines .
- 3.5.4. In cyclic amidines .
- 3.5.99. In other compounds .
- 3.6. Acting on acid-anhydride bonds .
  - 3.6.1. In phosphoryl-containing anhydrides .
- 3.7. Acting on C-C bonds .
  - 3.7.1. In ketonic substances .
- 3.8. Acting on halide bonds .
  - 3.8.1. In C-halide compounds .
  - 3.8.2. In P-halide compounds .
- 3.9. Acting on P-N bonds .

4. LYASES .
- 4.1. Carbon - Carbon lyases .
  - 4.1.1. Carboxy- lyases .
  - 4.1.2. Aldehyde – lyases .
  - 4.1.3. Ketoacid – lyases .
- 4.2. Carbon – oxygen lyases .
  - 4.2.1. Hydro – lyases .
  - 4.2.99. Other Carbon – oxygen lyases .
- 4.3. Carbon – nitrogen lyases .
  - 4.2.1. Ammonia – lyases .
  - 4.2.2. Amidine – lyases .
- 4.4. Carbon – sulphur lyases .
- 4.5. Carbon – halide lyases .

5. ISOMERASES .
- 5.1. Racemases and epimerases .
  - 5.1.1. Acting on aminoacids and derivatives .
  - 5.1.2. Acting on hydroxyacids and derivatives .
  - 5.1.3. Acting on carbohydrates and derivatives .
- 5.2. Cis – trans isomerases .
- 5.3. Intramolecular oxidoreductases .
  - 5.3.1. Interconverting aldoses and ketoses .
  - 5.3.2. Interconverting keto and enol – groups .
  - 5.3.3. Transposing C = C bonds .
- 5.4. Intramolecular transferases .
  - 5.4.1. Transferring acyl groups .
  - 5.4.2. Transferring phosphoryl groups .
  - 5.4.99. Transferring other groups .
- 5.5. Intramolecular lyases .

6. LIGASES .
   - 6.1. Forming C—O bonds .
     - 6.1.1. Amino – acid – RNA ligases .
   - 6.2. Forming C—S bonds .
     - 6.2.1. Acid thiol ligases .
   - 6.3. Forming C—N bonds .
     - 6.3.1. Acid-ammoia ligases(Amid synthethetases) .
     - 6.3.2. Acid-aminoacid ligases(peptide synthetases) .
     - 6.3.3. Cyclo – ligases .
     - 6.3.4. Other C—N ligases .
     - 6.3.5. C—N ligases with glutamine as N—donor .
   - 6.4. Forming C—C bonds .

ويتبين من الجدول ، أن الإسم النظامي للإنزيم ، في جميع الأقسام ، عدا قسم الإنزيمات البنائية 6-Ligases ، يتضمن إسم مادة التفاعل كاملاً Substrate ، مضافاً إليه ، أربعة أرقام ، يفصل بينها نقاط ثلاث • أما في قسم الإنزيمات البنائية Ligases فيسمى الإنزيم فيها بإسم الناتج المخلق ، بدلاً من إسم مادة التفاعل ، تنتهي بالمقطع ase ، تدل بوضوح عن نوع التفاعل ، الذي تحفزة إنزيمات المجموعة الرئيسية التي يتبعها هذا الإنزيم •

وفى جميع الأقسام ، يدل الرقم الأول ، من اليسار، يدل علي المجموعة الرئيسية ، التى يتبعها هذا الإنزيم • ويدل الرقم الثاني ، علي رقم تحت المجموعة ، والرقم الثالث ، علي رقم تحت تحت المجموعة ، والرقم الأخير يدل علي رقم هذا الإنزيم المسلسل ، في قائمة تحت تحت المجموعة ، التي يتبعها • وعلي سبيل المثال ، فالإسم الذي وضعته اللجنة لإنزيم Succinate dehydrogenase ، وهو إنزيم هام ، في دورة الأحماض الثلاثية الكربوكسيل ، برافقة قرين الإنزيم FAD^+ ، الذي يرتبط به ، بروابط قوية هو **Succinate: acceptor oxidoreductase(EC number 1.3.99.1)** • **ويعني هذا ، أنه ، أى هذا الإنزيم ، تابع للمجموعة الأولي ، أى مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال ، ورقم ٣ يعتبر عن تحت المجموعة ؛ أى إنزيمات التأكسد والإختزال ، المختصة بنزع ذرتين هيدروجين ، من مجموعات غير مشبعة C=C (Sub class 1.3)** • **و يعبر رقم 99 عن تحت تحت المجموعة** • **ووضع الرقم 99 ، المعروف بإسم رقم التجهيل** ، بسبب عدم معرفة طبيعة المستقبل الإحيائي ، لهيدروجين مادة التفاعل • وهو من الإنزيمات التي تحفز التأكسد ، عن طريق إستقبالة للإلكترونات ، وليس ، كوسيط ، لتناقل الإلكترونات، بين المانح والمستقبل • والإنزيم هو رقم ١ في سلسلة قائمة تحت تحت مجموعة التجهيل هذه 1.3.99.1 • وفيه ينتقل زوج من الإلكترونات ، مصحوباً بزوج من البروتونات ، من مادة التفاعل ، (السكسنيت) إلي قرين الإنزيم FAD ، والمرتبط ، برابطة قوية ، مع بروتين الإنزيم •

وقد عالجت اللجنة طول أسماء بعض الإنزيمات ، الناتج عن طول ، وتعقيد ، إسم مادة التفاعل ، بإقتراح اسماء دارجة ، صحيحة ، الدلالة ، لا لبس فيها ، كانت شائعة الإستخدام ، لبعض الإنزيمات ، بجوار الإسم النظامي ، لتسهيل استخدامها مع الإستعمال المتكرر .

فالإنزيمات الناقلة ، وضعت في المجموعة الثانية 2.Transferases . وهي إنزيمات تحفز نقل إحدى المجموعات الفعالة ، من جزئ مادة التفاعل ، لجزئ آخر . وتتكون أسماؤها ، طبقاً للنظام المقترح ، على النمط الآتي :

Donor : acceptor group-transferred transferase

وقد يضاف رقم ، يدل على موضع الإرتباط ، بجزئ مادة التفاعل ، المستقبلة للمجموعة المنقولة as a perefix . فإذا كان الإنزيم ناقلاً لمجموعة فوسفات ، من مركب مانح لها ، وليكن جزئ ATP ، إلي مركب مستقبل لها ، مثل جزئ الفركتوز مثلاً ، يكون إسم الإنزيم : ATP Fructose-6-phosphotransferase . والرقم 6 هنا ، يدل على إنتقال مجموعة الفوسفات ، إلي الفركتوز ، عند ذرة كربون رقم ٦ . وفي الأسماء الدارجة ، للتسهيل ، يطلق على الإنزيم transphosphatase ، بدلاً من phosphotransferase . و transaminase ، بدلاً عن aminotransferase . وهكذا.. مع المجموعات الإخري .

وقد تستعمل في الأسماء الدارجة ، كلمات خاصة ، تدل على نوع التفاعل . فكلمة Kinase ، تدل على نقل مجموعة فوسفات ، من مادة تفاعل مانحة ، بعينها ، هي جزئ ATP .

تسمية الإنزيمات الغير نشطة

قد تفرز الخلية النباتية ، بعض الإنزيمات ، في حالة خمول . وتكون ، في هذه الحالة ، غير نشطة فسيولوجياً ، وتسمي مثل هذه الإنزيمات Zymogen ، أو proenzymes . ويشتق إسم الإنزيم الخامل ، في هذه الحالة ، من إسم الإنزيم الأصلي ، كما هو مقترح من لجنة الإنزيمات ، مضافاً إلية المقطع ogen .

وتحتاج مثل هذه الإنزيمات ، لبعض العوامل الخاصة ، لتنشيطها ، مثل تغير درجة حموضة الوسط التي تعمل فية ، أو وجود انزيمات أخري مرافقة ، أو تشجيع وتنشيط تأثيرها الفسيولوجي ببعض العناصر المعدنية أو غيرها .

فإنزيم lipasgen ، يمكن أن يتحول إلي إنزيم lipase النشط ، عند تغير الوسط ، إلي الوسط الحمضي الخفيف ، مثل إفراز الأحماض العضوية الضعيفة ، عند إنبات البذور الزيتية مثلاً ، ولا يعني ذلك أن الوسط الحامضي الضعيف ، هو الوسط الأمثل لنشاط إنزيم Lipase ، بل هو فقط ، الوسط الأمثل ، اللازم لتنشيط الإنزيم الخامل ، حيث يقل نشاطه فى الوسط المتعادل ، أو المائل للقلوية الضعيفة .

ومن أمثلة الإنزيمات الخاملة ، التي تنشطها وجود إنزيمات إخري ، إنزيم Tripsinogen ، فهو يتحول إلي إنزيم Tripsine ، النشط فسيولوجيا ، فى وجود إنزيم Entrokinase .

وأحياناً يكون وجود الإنزيم المنشط ، من العوامل الرئيسية لتنشيط الإنزيم الخامل Zymogen ، ومن أمثلة ذلك أهمية وجود إنزيم Pepsine النشط ، لتنشيط إنزيم Pipsinogen الخامل فسيولوجياً ،

المجموعات الإنزيمية

تصنف الإنزيمات ، لضخامة عددها ، إلي مجموعات ستة ، طبقاً للنظام الذي وضعتة لجنة الإنزيمات ، كما أسلفنا ، وهى أقسام مجموعات الإنزيمات الآتية :

1. Oxidoreductases .	١. إنزيمات الأكسدة والإختزال ،
2. Transferases .	٢. الإنزيمات الناقلة ،
3. Hydrolases .	٣. الإنزيمات المحللة ،
4. Lyases .	٤. إنزيمات الهدم والتكسير ،
5. Isomerases .	٥. إنزيمات التشابة ،
6. Ligases .	٦. إنزيمات البناء والتكثيف بالطاقة ،

أما إذا كان أحد الإنزيمات ، في المجموعة ، ذو تاثير إضافي آخر ، خلاف النشاط المميز للمجموعة ، أضيف لإسم الإنزيم ، إسماً آخر ، بوضع بين قوسين ، بجوار الإسم النظامي • ويعبر الإسم الإضافي ، الموضوع بين قوسين ، عن التاثير الإضافي للإنزيم ، فمثلاً إذا كان أحد أفراد مجموعة الأكسدة والإختزال ، يقوم ، بجانب عملة النظامي الأصلي ، على مساعدة نزع مجموعة كربوكسيل ، من مادة التفاعل ، كتب ، بين قوسين ، بعد الإسم النظامي ، كلمة decarboxylating ، وهكذا deaminating ، إذا كان نشاطة الإضافي ، علاوة على الأكسدة والإختزال ، نزع مجموعة الأمين ; وكلمة Phosphorylating مع الفسفرة •

وقد هدف التصنيف الإنزيمي إلى تميزها ، ولإستيعاب ما يستجد أكتشافة • وأعتمد هذا النظام ، على اساس نوع النشاط الحافزي ، المميز ، والبارز ، والمشترك ، بين أفراد كل مجموعة ، من المجموعات الستة • كما وإعتمد التصنيف ، على نوع التفاعل الكيموحيوي ، الذي يقوم به الإنزيم ، كعامل مساعد ، إضافة لطبيعة الإنزيم ، وتركيبة الكيماوي ، ونوع المجاميع الفعالة ، التي أمكن تحديدها ، إضافة لميكانيكية التأثير ، وآلية حدوث التفاعل •

وتشترك إنزيمات كل مجموعة ، من المجاميع الستة ، في معظم الصفات ، التي أعتمد عليها هذا التصنيف • وقد أسلفنا ، أن كل مجموعة إنزيمة تصنف إلي تحت مجموعات متقاربة ، وتشترك في صفات أكثر مما تشترك فيه المجموعات • ثم يتكرر هذا التصنيف ، إلي تحت تحت مجموعات ، ترتب إنزيماتها في قائمة ، بتسلسل خاص ، يسمح بإضافة المستحدث منها في ذيل القائمة •

وقد اشرنا ، في نظام تسمية الإنزيمات ، على استخدم مادة التفاعل المنتهية بالمقطع ase ، متبوعة بأرقام أربع ، للتعبير عن المجموعة وتحت المجموعة ، وتحت تحت المجموعة ، والرقم المتسلسل في الأخيرة • هذا ..

وقد إحتفظ النظام ، بأسماء قديمة رائدة الإكتشاف ، لكثير من الإنزيمات المشهورة ، أو الشائعه الاستخدام ٠

المجموعة الأولي : Group 1

مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال Oxidoreductases :

وهي إنزيمات تحفز ، أو تساعد ، في عمليات الأكسدة والإختزال ، تتكون الأسماء فيها على النمط Donor-acceptor oxidoreductase ، وهما عمليتان متلازمتان ، أو يبدوان كذلك ، تماماً مثل إتحاد الأوكسجين بالهيدروجين ، لتكوين جزئ الماء $H_2 + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow H_2O$ ، حيث يختزل الأول ، ويتأكسد الثاني ٠

فالأكسدة هي إذن ، عملية إكتساب أوكسجين، أو فقد هيدروجين ، أو تحرر إلكترون ، من الجزئ ، أو الذرة ، أو الأيون المانح ، ليختزل شقوق أخري radical مرافقة ومستقبلة ٠ وتكافأ ، عادة ، إكتساب الإلكترون ، مع إضافة الهيدروجين ٠ لأن إكتساب الإلكترون ، يكسب المركب ، قدرة علي جذب أيونات هيدروجين ، وهي عادة متاحة ، في النظم المائية ، نتيجة لتجزئ جزئ الماء ٠ وهي ، في حالة المثال المذكور ، إنتقال الكترونين ، من ذرتي الهيدروجين ، إلي الأوكسجين ، لتكوين الماء٠

ورغم أن الرابطة بين الأوكسجين و الهيدروجين ، بجزئ الماء ، رابطة تساهمية Covalent ، يشترك فيها الإلكترونات ، بين ذرة الأوكسجين ، وذرتي الهيدروجين ، إلا أن الإلكترونات المشتركة ، تكون أقرب إلي نواة الأوكسجين (الأكثر سالبية) منها ، إلي نواة الهيدروجين (الأكثر إيجابية) ٠ وهو ، ما يمكن أن يقال عنه ، إنتقال الإلكترونات من ذرتي الهيدروجين (مانح) ، إلي الأوكسجين لإختزاله (مستقبل) ، وهو الذى يؤكدة قطبية جزئ الماء ، وتحللة كهربياً٠

والأكسدة والإختزال ، أكثر وضوحاً ، في تكوين المركبات ، ذات الروابط الأيونية ، عنها فى ذات الروابط التساهمية ٠ فتأكسد الأيون المعدني ، في محاليلة ، يتم بإنتقال الإلكترون ، مباشرة ، إلي أيون ، أو جزئ ، مستقبل

، تماماً مثل ، أكسدة أيون الحديدوز ، إلي حديديك ، بفقد إلكترون ، $Fe^{++} \xrightarrow{\text{oxidation}} Fe^{+++} + e^{-}$. ويمثل هذا التفاعل ، تأكسد المعدن ، عند عملة كالكترود ؛ حيث يمثل الإلكترون e^{-} ، طاقة الإلكترود electrode potential . وهو الضغط الإلكتروني electrone pressure ؛ أي دالة للنسبة بين الصورة المؤكسدة ، والصورة المختزلة .

ويمكن التعبير عن ثابت تجزئة (تأين) هذا التفاعل كالآتي :

$$K = \frac{[Fe^{+++}][e^{-}]}{[Fe^{++}]}$$

كما يمكن التعبير عن تأكسد جزئ الهيدروجين بالمعادلة :



$$\tfrac{1}{2} H_2 \rightarrow (H^{+}) + (e)^{-}$$

ويكون ثابت تجزئة (تأين) هذا التفاعل كالآتي :

$$K = \frac{[H^{+}][e^{-}]}{[H_2]^{\frac{1}{2}}}$$

وتتم تفاعلات الأكسدة والإختزال ، بالخلية الحية ، حيث توجد بها بكثرة ، عادة في نظم مائية متأينة . يتوافر فيها أيونات الهيدروجين (البروتونات) ، ويكون إنتقال الإلكترون e^{-} ، مصحوباً بإنتقال بروتون H^{+} ، على أن يكون التأكسد ، لأي مادة ، مصحوباً ، وملازماً ، لإختزال مادة إخري . وفي هذه الحالات ، يمنح عامل الإختزال Reducing agent or Reductant إلكتروناته وأيوناته المرافقة ، من الهيدروجين (البروتونات) ، إلي عامل تأكسد Oxidizing agent or oxidant ، فيتأكسد الأول (المعطي) ، ويختزال الثاني (المستقبل) .

فعلي سبيل المثال ، تتأكسد السكسنيت (مانح donor) ، إلي فيوماريت بفقد إلكترونين وبروتونين ، تحت تأثير إنزيم succinate dehydrogenase ، يستقبلهما قرين الإنزيم FAD^{+} (مستقبل acceptor) المرافق له . فعامل الإختزال هنا (المركب المانح) هو جزئ السكسنيت ،

الأقل إيجابية ، والذي يتأكسد بعد المنح • وهـذا هـو نصـف التفاعـل الأول half reaction • أما نصف التفاعل الثاني ، فيتم فيـه إسـتقبال قـرين الإنـزيم FAD^+ (المركب المسـتقبل) للبروتونـات ، والإلكترونـات ، المنطلقـة مـن السكسـنيت ، ويتحول إلي الصورة المختزلة $FADH_2$ ، الأكثر إيجابية ، بعد الإستقبال•

ولكـل عامـل تأكسـد ، أو إختـزال ، خصـائص نوعيـة ، وتركيبيـة ، خاصة ، تحدد طاقتة ، وقدرته ، علـى التأكسـد ، أو الإختـزال ؛ أى ميلـه لفقـد ، أو إكتساب ، الإلكترونات electron affinity • ويمكـن قيـاس الطاقـة المطلقـة ، لأى مـن عوامـل الأكسـدة ، أو الإختـزال ، علـى أسـاس المقارنـة ، بطاقـة الهيـدروجين التأكسـدية ، الإختزاليـة ، المعياريـة Reduction potential ، والمعدلة عند pH7 ، ودرجة حرارة ٢٥°م ($E`_0$) وهى تساوى ٤٢٠ فولت •

فالعوامل ذات الطاقة الأكثر سالبية ، هـي عوامـل إختـزال قويـة • أمـا العوامل ذات الطاقة الأكثر إيجابيـة ، فهـي عوامـل تأكسـد قويـة • وهـي فـي الأمثلة الموضحة عاليـة ، الهيـدروجين ، وقـرين الإنـزيم المختـزال $FADH_2$ ، فى عوامل الإختزال • والأوكسجين ، والحديـدوز ، كعوامـل التأكسـد • وينـتج عن ضغط الإلكترونات electron pressure ، وإنتقالهـا ، مـن نظـام مختـزل ، إلي نظام مؤكسد ، إنطلاق الطاقة • والعكس صحيح •

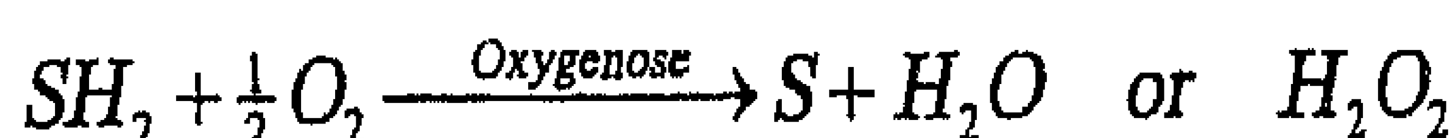
وفي النظام الـدارج ، أو الشـائع ، قسـمت مجموعـة إنزيمـات الأكسـدة والإختزال ، إلي أربع تحت مجموعات هي :-

١- **الأوكسيجينيزات Oxygenases** : وتساعد هـذه الإنزيمـات علـى الأكسـدة ، بفعل أوكسجين الهواء الجـوي • حيـث يـرتبط الأوكسـجين الجزيئـي ، مباشرة مع مادة التفاعل (S)•



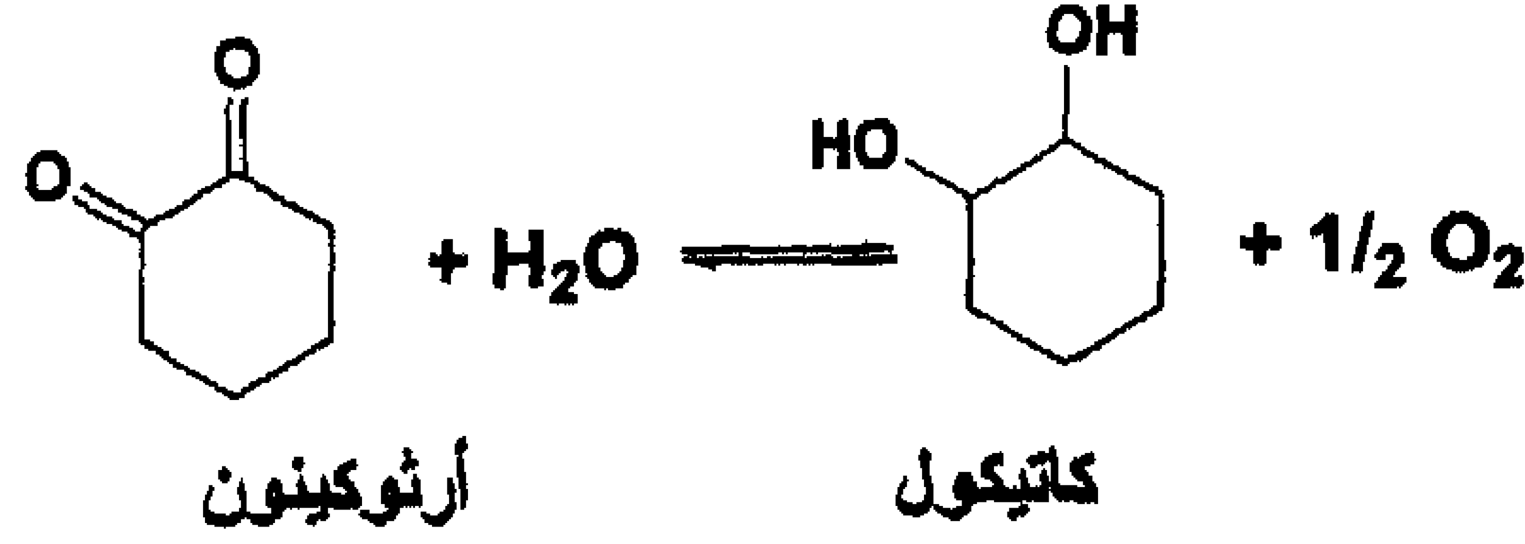
$$S + O_2 \xrightarrow{Oxygenose} SO_2$$

٢- **الأوكسيديزات Oxidases** : وتطلـق عنـدما يعمـل الأوكسـجين كمسـتقبل مباشر تحت تأثيرها •



$$SH_2 + \tfrac{1}{2}O_2 \xrightarrow{Oxygenose} S + H_2O \quad or \quad H_2O_2$$

ومن أمثلتها : Polyphenol Oxidase ، ويدخل في تركيبه عنصر النحاس وهو الإنزيم الموجود بالبطاطس ، الذي يؤكسد الكاتيكول Catechol إلي الأرثوكينون المقابل Q Quinone



٣- **البيروكسيديزات Peroxidases** : وتتم الأكسدة فيها بفعل الأوكسجين الذرى ، المنطلق عن فوق أكسيد الهيدروجين ، أى يدخل فى التفاعل فوق أكسيد الهيدروجين ، ويعمل كعامل مؤكسد (أى مستقبل)

٤- **الديهيدروجينيزات Dehydrogenases** : وهي الإنزيمات التي تساعد فى نزع الهيدروجين ، ونقله إلي أى مستقبل acceptor آخر ، خلاف الأوكسجين (A) مثل NAD^{+} , $NADP^{+}$



$$SH_2 + A \quad dehydrogenases \longrightarrow S + AH_2$$

ويلاحظ كتابة حرف (P) بين قوسين ، بعد NAD وهكذا (NAD(P)) ، إذا كان الإنزيم يستطيع إستخدام أى من المرافقين ،
أما إذا كان مستقبل الهيدروجين ، فى التفاعل ، داخل الخلية ، مجهولاً ، فيكتب كلمة (acceptor) بين قوسين ،
وتبعاً للتسمية النظامية ، التي وضعتها لجنة الإنزيمات ، فقد قسمت مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال ، إلي إحدى عشر تحت مجموعة ، حسب نوع المستقبل ، أو المانح ، وذلك على النحو الآتي :-

تصنيف مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال :

وتضم ١١ تحت مجموعة هي علي الترتيب :

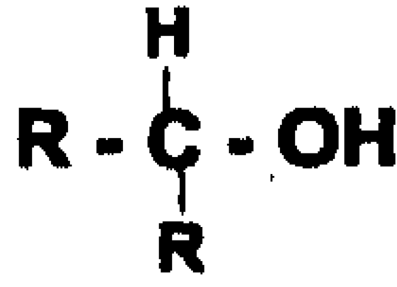
1. **Oxidoreductases**
   1.1. Action on the CHOH group of donors .
   1.2. Action on the aldehyde or keto - group of donors .
   1.3. Action on the CH-CH group of donors .

1.4. Action on the CH- NH_2 group of donors .
1.5. Action on the C - NH group of donors .
1.6. Action on the $NADH_2$ or $NADPH_2$ as donors .
1.7. Action on the other nitrogenous compounds as donors .
1.8. Action on the sulphur groups as donors .
1.9. Action on the haem groups as donors .
1.10. Action on the diphenols and related substance as donors .
1.11. Action on the H_2O_2 as acceptor .

وفيما يلي أمثلة مختارة لبعض هذه المجموعات :

تحت المجموعة الأولى : Sub groub 1.1 Acting on the HC – OH group of donor

وهي إنزيمات أكسدة وإختزال ، تعمل على مساعدة أكسدة المركبات



المانحة الكحولية Acting on the CHOH group of donor ، وتحولها إلى مركبات كيتونية (oxo or keto) في نصف التفاعل الأول . وهي شائعة ، في كثير من السكريات ، والكحولات ، والأحماض الهيدروكسيلية وغيرها . أما في نصف التفاعل الثاني ، يتم فيه إستقبال الإلكترونات ، والبروتونات (الهيدروجين) .

وتقسم أفراد تحت المجموعة الأولى ، إلى تحت تحت مجموعات sub-sub-group ، حسب نوع المستقبل ، إلي قائمة ، طويلة ، من المركبات ، تفسح المجال ، أمام الإكتشافات الحديثة وهي :

1-1.1 with NAD^+ or $NADP^+$ as an acceptor
1-1.2 with a cytochrome as an acceptor
1-1.3 with O_2 as an acceptor
1-1.99 With other acceptors

وتعطي أرقام التجهيل هذه 1-1.99 ، للإنزيمات الغير معروف طبيعة المستقبل الإحيائي لهيدروجين مادة التفاعل .

ففي تحت المجموعة sub sub1.1.1 ، يكون المستقبل فيها ، هي جزيئات قرين الإنزيم NAD^+ أو $NADP^+$.

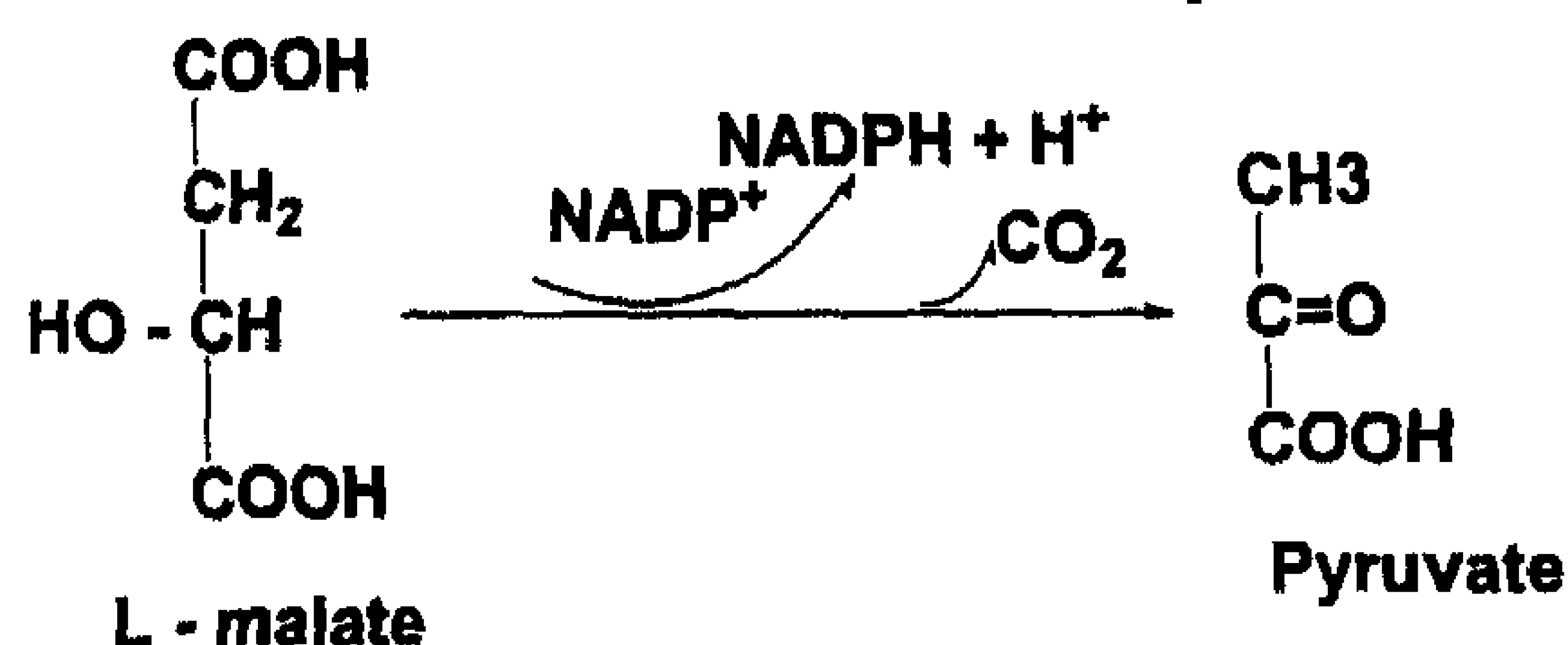
ومن أمثلة إنزيمات هذه المجموعة :

١- إنزيم (Alcohol oxidoreductase (EC 1.1.1.1 : وإسمه الدارج ، أو الشائع Alcohol dehydrogenase ، ويساعد في أكسدة المجموعة الكحولية . ويحتاج التفاعل لقرين الإنزيم NAD^+ كمستقبل :



٢- إنزيم (L-malate oxidoreductase(EC 1.1.1.37 : واسمه الشائع malate dehydrogenase ، ويساعد في أكسدة المجموعة الكحولية ، في حمض الماليت ، ويحولها إلي مجموعة أوكسو ، كما في دورة الأحماض الثلاثية الكربوكسيلية TCA cycle . ويحتاج التفاعل لقرين الإنزيم NAD^+ كمستقبل .

٣- إنزيم (L-malate oxidoreductase(decarboxylation :
وهو إنزيم أكسدة وإختزال ، بصفة أساسية ، ويساعد في نزع مجموعة كربوكسيل ، بصفة إضافية ، وكان يعرف بالإسم Malic enzyme . ويحتاج التفاعل لقرين الإنزيم $NADP^+$ ، حيث يقوم بتحويل الماليت إلي بيروفيت .



تحت المجموعة الثانية

Sub groub 1.2 Acting on the aldehyde or keto group of donor

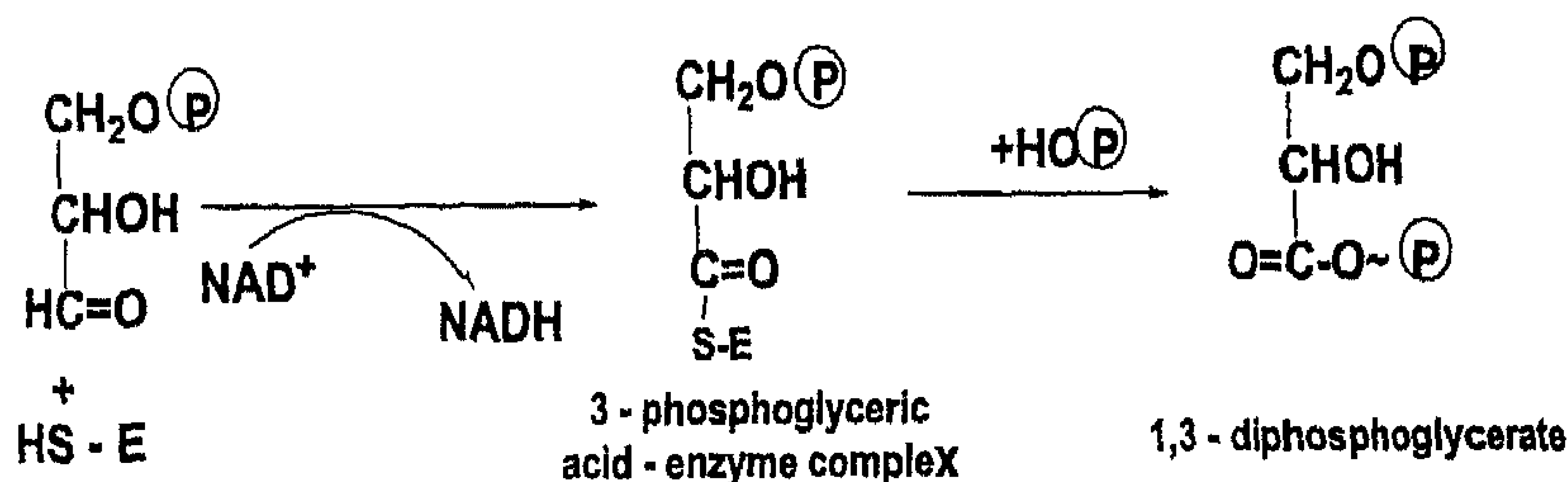
وهي إنزيمات قد تكون متخصصة ، أو غير متخصصة ، تعمل على أكسدة مجموعة الكيتونات ، او الألدهيدات • فهي مانحة للهيدروجين (الإكترونات وبروتونات) حيث تؤكسدها ، في نصف التفاعل الأول ، يستقبلها مستقبلات acceptors مختلفة ، في نصف التفاعل الثاني ، يتم على اساسها تقسيم تحت المجموعة إلي تحت تحت مجموعات sub – sub groups ، تسمح ، أيضاً ، بإستيعاب الإكتشافات الحديثة .

ومعظمها إنزيمات ذات علاقة بإستخدام الطاقة ، تؤكسد الألدهيدات ، أو الكيتونات فيها ، إلي أنهيدريدات ، أو هيدرات hydrates ، مختلطة ، أو إلي مركبات ذات مجموعات كبريتية thio groups ، أو استرات كبريتية thioesters•

وتضم تحت المجموعة الثانية تحت تحت المجموعات الآتية :

1.2.1 With NAD^+ or $NADP^+$ as an acceptor

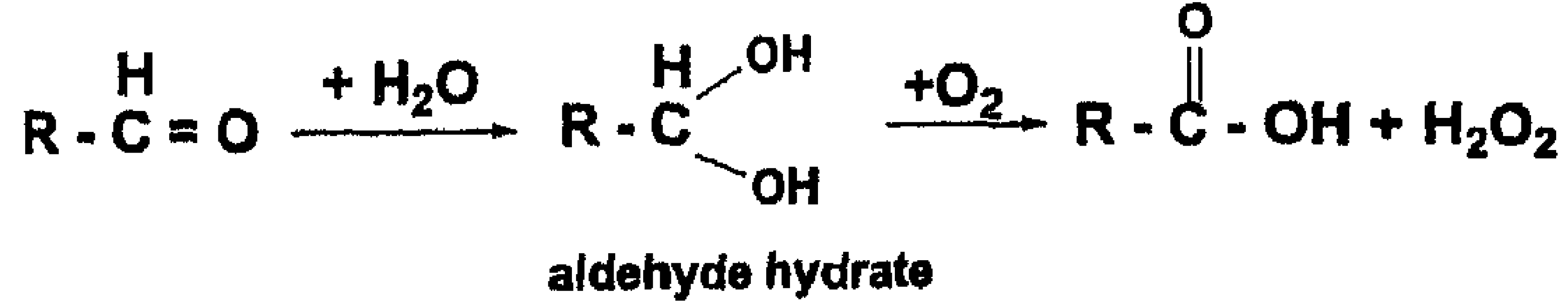
ومن أمثلتها إنزيم D-3 Phosphate glyceraldehyde oxidoreductase (phosphorylation 3 PGA 1d) ، واسمه الشائع glyceraldehydes or trise phosphate dehydrogenase ، وهو ذو تأثير مزدوج ، ويحتاج لقرين الإنزيم NAD^+ كمستقبل للهيدروجين •



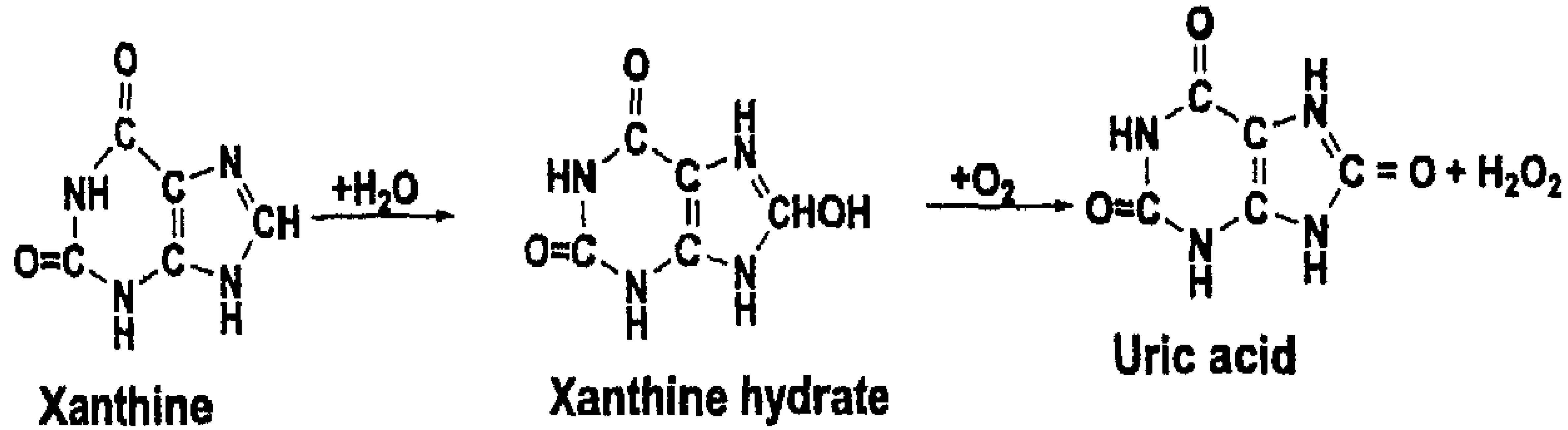
1.2.2. With a cytochrome as an acceptor

1.2.3. With O_2 as an acceptor

ومن أمثلتها إنزيم Aldehyde O_2 oxidoreductase ، وإسمه الشائع Aldehyde oxidase ، وينتشر ، بكثرة ، في الأنسجة النباتية المخزنة ، كالبطاطس. ويحتاج للأوكسجين كمستقبل للهيدروجين ، كما في التفاعل الآتي :



كما يوجد مشابه هذا الإنزيم في اللبن من حيث التأثير علي الألدهيدات ، يعرف بإنزيم "Xanthine oxidase" واسمة الدارج ، فيما يبدو ، هو إنزيم شاردنجر Schardinger enzyme وهو إنزيم متخصص بدرجة عالية ، يعمل علي القاعدة النتروجينية البيورينية "زانثين" (Xanthine or hypoxanthine) ويحتاج للأوكسجين كمستقبل as an acceptor . وتتلخص آلية عملة في :

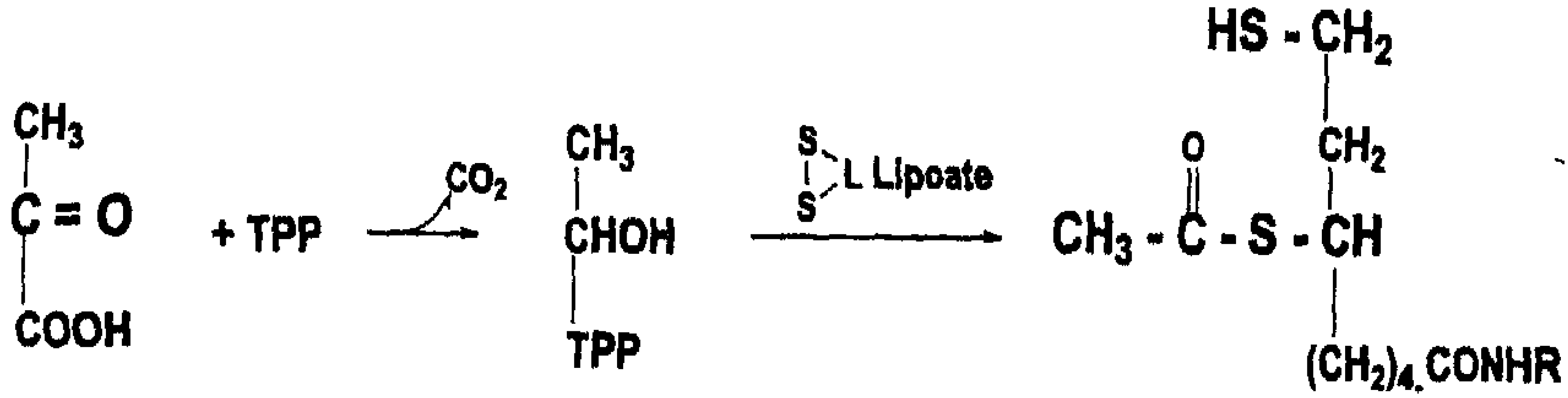


1.2.4 With Lipoate as an acceptor

ومن أمثلتها ، إنزيم Pyrurate lipoate oxidoredctase (acceptor acetylating) في التحولات الغذائية للكربوهيدرات . وأسمة الشائع Pyruvate dehydrogenase . ويحتاج لوجود بيروفوسفات الثيامين TPP ، مستخدماً Lipoate كمستقبل للهيدروجين (يرتبط Lipoate بالمعقد الإنزيمي ، برابطة أميدية عن طريق المجموعة الأمينية ، بالموضع إيبسلون E ، لوحدة حمض الليسين بسلسلة البروتين الإنزيمي) .

$$H_2N-(CH_2)_4-\underset{H}{\overset{NH_2}{\overset{|}{C}}}-COOH$$

وتضـم الإنزيمـات التـي لـم يعـرف طبيعتـة المستقبل الإحيائي لهيدروجين التفاعل فيها ·



Pyruvate **α-hydroxyethyl - TPP** **6 – S - acetylhydrolipoamid**

1.1.99. With other acceptors

تحت المجموعة الثالثة

Sub group 1.3 Acting on the HC - CH group of donor

وهي مجموعة إنزيمات ، تعمـل علـي أكسـدة الهيـدروكربونات المشـبعة CH – CH ، إلي مركبات غير مشبعة ، عن طريـق نـزع ذرتـي هيـدروجين ، فى نصف التفاعل الأول ، ومنحها إلـي مسـتقبلات مختلفـة ، حيـث تختزلهـا فـي نصف التفاعل الثاني .

وتقسـم إلـي تحـت تحـت المجموعـات الآتيـة طبقـاً لنـوع المسـتقبل : acceptor

تحت تحت مجموعة

1.3.1 With NAD^+ or $NADP^+$ as an acceptor.

1.3.2 With a cytochrome as an acceptor .

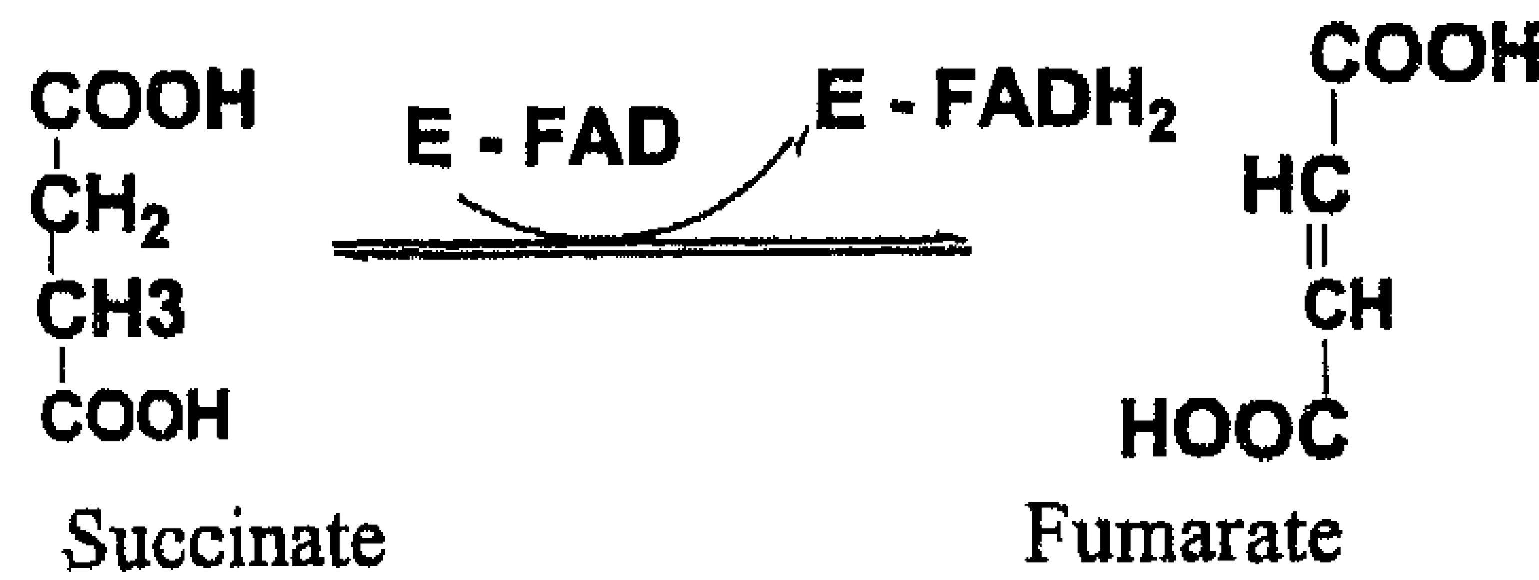
1.3.3 With O_2 as an acceptor .

1.3.99 With other acceptors .

وتحـت تحـت المجموعـة الأخيـرة 1.3.99 غيـر معـروف طبيعـة المستقبل الإحيائي لهيدروجين مادة التفاعل فيها ·

ومن أمثلتها إنزيم :

Succinate :oxidoreductase (EC 1.3.99.1) ، وإســمة الشــائع Succinate dehydrogenase ، وهو إنزيم هــام ، فــي دورة الأحمــاض ثلاثيــة الكربوكسيل ، يعمل علي أكســدة السكســنيت ، إلــي الفيوماريــت ، بنــزع ذرتــين هيدروجين في نصــف التفاعــل الأول ، يســتقبلها المرافــق الإنزيمــي FAD+ ، المرتبط برابطة قوية كمجموعة إضــافية فيختــزل فــي نصــف تفاعلــة الثــاني ، وتتغير حالتة التأكسدية الإختزالية كالآتى :



ولكــي تبــدأ الــدورة ، مــن جديــد ، يتأكســد قــرين الإنــزيم المختــزل (E – FADH2) إلي الصورة المؤكسدة ، تحت تأثير إنزيم آخر ،

Sub group 1.4 Acting on the HC - NH2 group as donor تحت المجموعة الرابعة

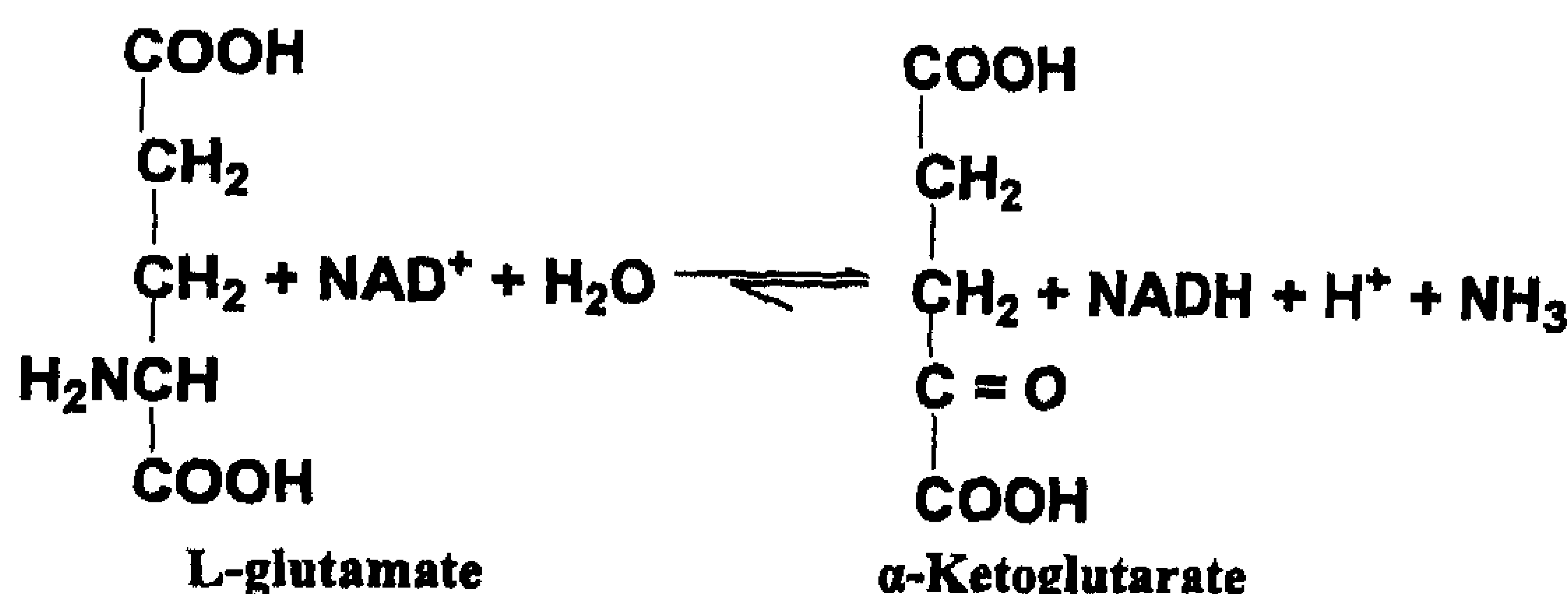
وبنفس الطريقة ، تصنف تحت المجموعة هــذه ، تبعــاً لطبيعــة المســتقبل acceptor ، إلي تحت تحت مجموعات أهمها :

1.4.1 With NAD^+ or $NADP^+$ as an acceptor
1.4.3 With O_2 as an acceptor

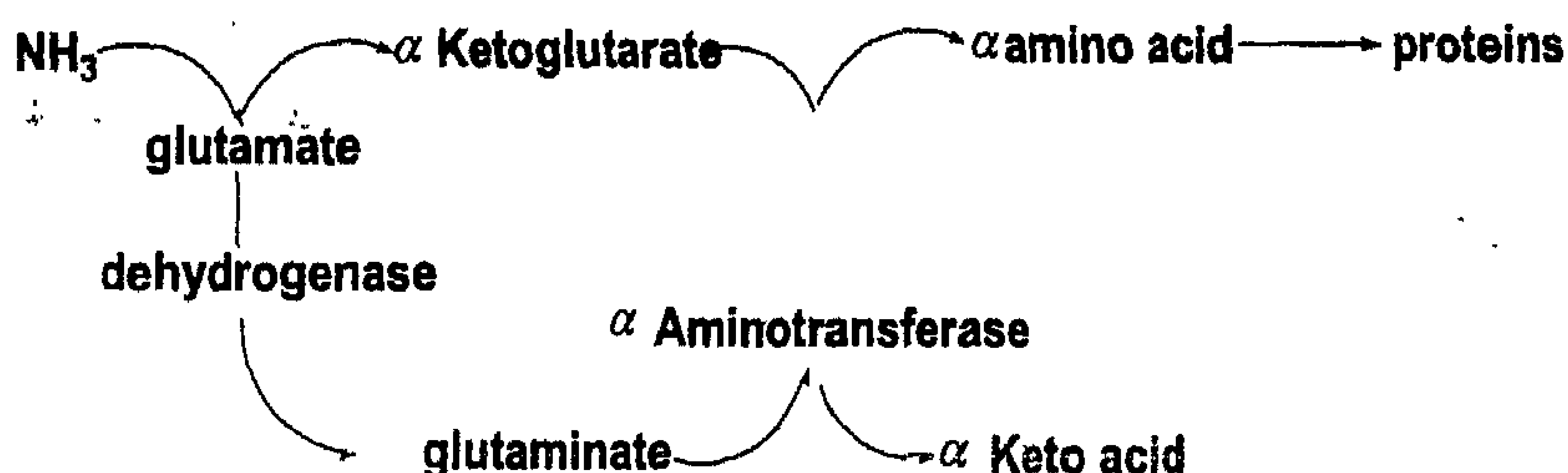
وكلاهما تضم الإنزيمات التي تعمــل علــى أكســدة ، أو نــزع ، مجموعــة الأمين ، فى نصف التفاعل الأول ، وتمنحهــا أمــا إلــي قــرين إنزيمــات الأكســدة والإختزال ، أو الأوكسجين الجزيئي .

ومن أمثلتها :

إنزيم (L.glutamic : NAD oxidoreductase(deaminating واسمه الشائع ، glutamate dehydrogenase ، يساعد فى تفاعل تخليق الألفا أكسو جلوتاريت ، من أكسدة الجلوتاميت ، ونزع مجموعة الأمين ، فى آن واحد ، كتحفيز إضافى ·



والتفاعل غير قابل للإنعكاس بسهولة ، وترجع أهميته لتكوين الأحماض الأمينية من الأحماض الألفا أكسو المقابلة ، ونقل مجموعة الأمين إليها ، ويمثل الإنزيم همزة الوصل بين التحولات الغذائية للبروتينات والكربوهيدرات ·



تحت المجموعة الخامسة

Sub group 1.5 Acting on the C - NH group as donor

وتصنف إنزيمات تحت هذه المجموعة ، تبعاً لطبيعة المستقبل ، إلى تحت تحت مجموعات ، أهمها :

1.5.1 With NAD^+ or $NADP^+$ as an acceptor.
1.5.3 With O_2 as an acceptor.

تحت المجموعة السادسة

Sub groub 1.6 Acting on $NADH_2$ or $NADPH_2$ group as donor

على عكس تحت المجموعات السابقة ، فإن إنزيمات تحت المجموعة هذه ، تعمل على أكسدة المرافقات الإنزيمية لها ، بنزع ذرتي هيدروجين منها ، وتمنحهما للأوكسجين ، كمستقبل ، في سلاسل تفاعلات نقل الإلكترونات والبروتونات ، في عملية التنفس التأكسدية . وهي إنزيمات غير متخصصة ، بدرجة أو بأخري ، بمواد تفاعل خاصة . ولهذا السبب إستبعدت لجنة الإنزيمات ، مبدأ إتخاذ المرافق الإنزيمي ، كأحد أسس التصنيف فيها ،

وصنفت تحت المجموعة ، إلي خمس تحت تحت مجموعات ، تبعاً لطبيعة المستقبل ، بالإضافة لرقم التجهيل (1.6.99) للإنزيمات الغير معلوم طبيعة المستقبل الإحيائي لهيدروجين مادة التفاعل ، وهي على الترتيب :

1.6.1 With NAD^+ or $NADP^+$ as an acceptor .
1.6.2 With a cytochrome as an acceptor .
1.6.4 With a disulphide compound as an acceptor .
1.6.5 With a quinone or related compounds as an acceptor .
1.6.6 With a nitrogenous group as an acceptor .
1.6.99 With other acceptors .

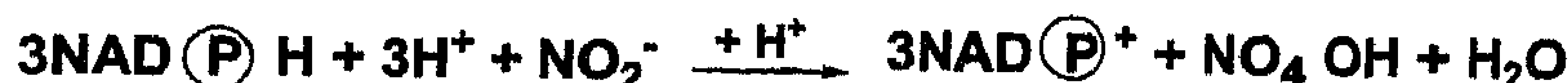
ومن أمثلة إنزيمات تحت هذه المجموعة ، ذات الأهمية الإحيائية إنزيمي :

NAD(P) H : nitrate oxidoreductase

NAD(P) H : nitrite oxidoreductase

وهما إنزيمان يستطيعان إستعمال أي من المرافقين NAD+ أو NADP+ ، وإسمهما الشائع ، على الترتيب nitrate and nitrite reductase . ويشاركان معاً ، في إختزال النترات إلي نيتريت ، ثم أمونيا ، أو إختزال النترات ، إلي مجموعة أمينية ، مباشرة ، ترتبط مع الأحماض الألفا كيتونية Keto acids .





تحت المجموعة السابعة

Sub groub 1.7 Acting on other nitrogenous compound as donor

وتشمل تحت تحت مجموعة واحدة ، بالإضافة لرقم التجهيل (1.7.99) تبعاً لوظيفة المستقبل .

1.7.3 With O_2 as an acceptor .
1.7.99 With other acceptors .

تحت المجموعة الثامنة

Sub groub 1.8 Acting on sulphur group of donors

وتصنف إلي خمس تحت تحت مجموعات ، تبعاً لطبيعة المستقبل كما يلي :

1.8.1 With NAD^+ or $NADP^+$ as an acceptor .
1.8.3 With O_2 as an acceptor .
1.8.4 With disulphide compounds as acceptor .
1.8.5 With quinone or related compounds as acceptor .
1.8.6 With Nitrogenous group as acceptors .

تحت المجموعة التاسعة

Sub groub 1.9 Acting on heam groups of donors

وتصنف إلي:

1.9.3 With O_2 as an acceptor .
1.9.6 With Nitrogenous group as acceptors .

ومن أمثلتها Cytochrome C : O2 oxidoreductase ، واسمه الشائع Cytochrome oxidase or Cytochrome a3 . ويدخل في تركيب أيون الحديد ، يمنح إلكتروناته ، في سلسلة نقل الإلكترونات ، خلال مراحل التنفس ، إلي الأوكسجين كمستقبل ، كما يوضحه التفاعل



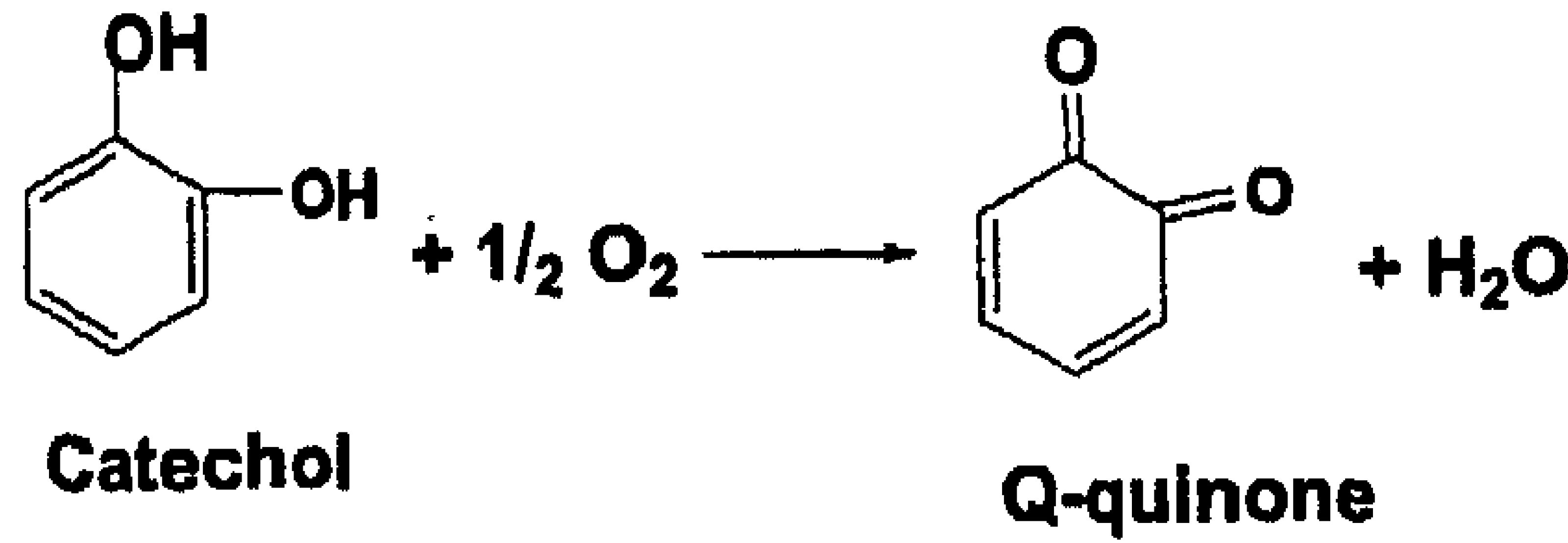
تحت المجموعة العاشرة

Sub groub 1.10 Acting on diphenols and related substances as donors :

وتضم تحت تحت مجموعة واحدة يستقبل الأوكسجين فيها الإلكترونات ، الناتجة من أكسدة المركبات الفينولية ، ومشتقاتها ، وهي :

1.10.3 With O_2 as an acceptor

ومن أمثلتها إنزيم Q-diphenol : O_2 oxidoreductase ، وإسمه الشائع Oxidase Catechol ، أو التيروسينيز Tyrosinase • ويدخل في تركيبة أيون النحاس ، ويمنح إلكتروناته ، الناتجة عن أكسدة الفينولات ، إلي أوكسجين الهواء الجوي ، حيث يختزلة ، ويتأكسد هو إلي الأرثوكينون المقابل ، كما يوضحه التفاعل الآتي :



تحت المجموعة الحادية عشر : إنزيمات تعمل على فوق أكسيد الهيدروجين كمستقبل

Sub groub 1.11 Acting on H_2O_2 as an acceptor :

وتضم مجموعات من إنزيمات متنوعة ، تستخدم فوق أكسيد الهيدروجين ، كعامل مؤكسد ، وعوامل أخري مانحة للهيدروجين وإسمها الشائع Peroxidases ومن أمثلتها:

١- إنزيم **H_2O_2 : H_2O_2 oxidoreductase** ، والإسم الشائع Catalase • وينتشر إنتشاراً كبيراً ، في جميع الخلايا النباتية ، ولو بأى نسبة ، ويدخل في تركيبة عنصر الحديد • يعمل الإنزيم كعامل مانح ، وسطي ، ومستقبل ، فى نفس الوقت• ويساعد فى تحليل ، وأكسدة ، جزئ فوق

أكسيد الهيدروجين ، بجزئ آخر ، من فوق أكسيد الهيدروجين ، إلي ماء ، وأوكسجين ، حسب التفاعل الآتي :



$$2\,H_2\,O_2 \longrightarrow 2\,H_2O + O_2$$

٢- إنزيم **H_2O_2 oxidoreductase : Donor** ، والإسم الشائع Peroxidase، وينتشر إنتشاراً كبيراً ، أيضاً ، في جميع الخلايا النباتية ، وأكثر تحملاً لدرجة الحرارة المرتفعة ، ويساعد في تحليل فوق أكسيد الهيدروجين ، إلي ماء ، وأكسجين ذري ، يستخدم في أكسدة أنواع ، مختلفة ، من العوامل المانحة للهيدروجين ، مثل الألدهيدات ، والكحولات ، والأحماض الأمينية ، والمركبات الفينولية .

وتتم هذه الميكانيكية ، بإرتباط الإنزيم ، مع فوق أكسيد الهيدروجين ، وتكوين معقد الإنزيم البيروكسيديزى ، فينشطه ، ويصبح قادراً كعامل مستقبل للهيدروجين ، كما دلل علي ذلك ، الدراسات الطبيعية ، حيث وجود طيف إمتصاص ، خاص ، للمعقد المتكون ، وإنخفاض نشاطه الفسيولوجي ، في وجود التركيز الزائد ، من البيروكسيد



$$E + H_2O_2 \longrightarrow E + H_2O_2 \text{ Complex}$$



$$\mathbf{E - H_2O_2 + H_2\ Donor \longrightarrow E + Donor + 2\,H_2O_2}$$

٢. المجموعة الثانية : الإنزيمات الناقلة 2.Transferases

وهي إنزيمات تساعد في نقل مجموعة فعالة ، من جزئ مادة تفاعل ، إلي جزئ آخر . وتصنف إلي تحت الأقسام sub classes الآتية تبعاً لطبيعة العامل المانح والمستقبل .

2.1 Transferring one – carbon groups .
2.2 Transferring aldehyde or Ketonic grup redidues .
2.3 Acyl transferase .
2.4 Glycosyl transferases .

2.5 Transferring alkyl or related groups .
2.6 Transferring nitrogenous group .
2.7 Transferring phosphorus - containing groups .
2.8 Transferring sulphur - containing groups .

وفيما يلي أمثلة لبعض إنزيمات تحت هذه الأقسام

٢. ١ تحت المجموعة الأولي : تحت مجموعة الإنزيمات الناقلة لمجاميع بها ذرة كربون واحدة

2.1 Sub class : Transferring one – carbon groups

ومن أمثلتها ، الإنزيمات الناقلة لمجموعة ميثايل • Methyltransferases

و ناقلات مجموعة الكربوكسيل Carboxyl transferases

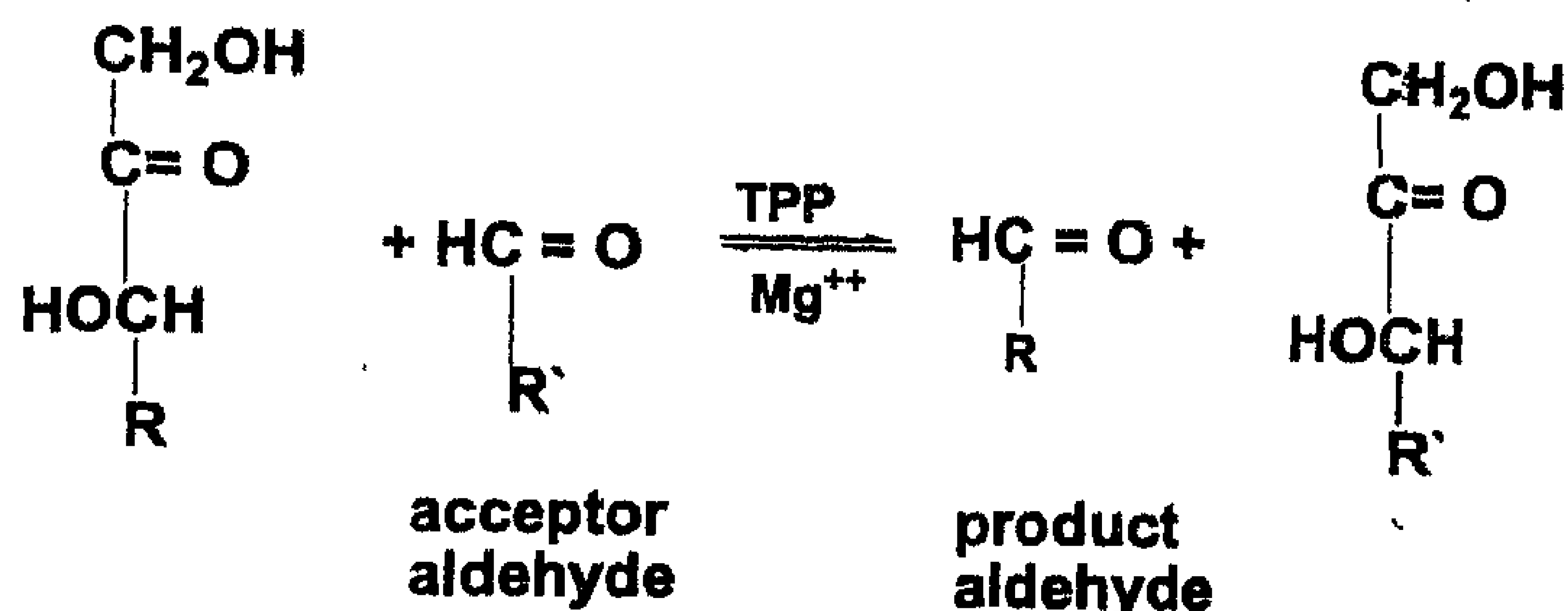
٢. ٢ تحت المجموعة الثانية : تحت مجموعة الإنزيمات الناقلة للوحدات الألدهيدية أو الكيتونية

2.2 Sub class : Transferring aldehyde or Ketonic redidues

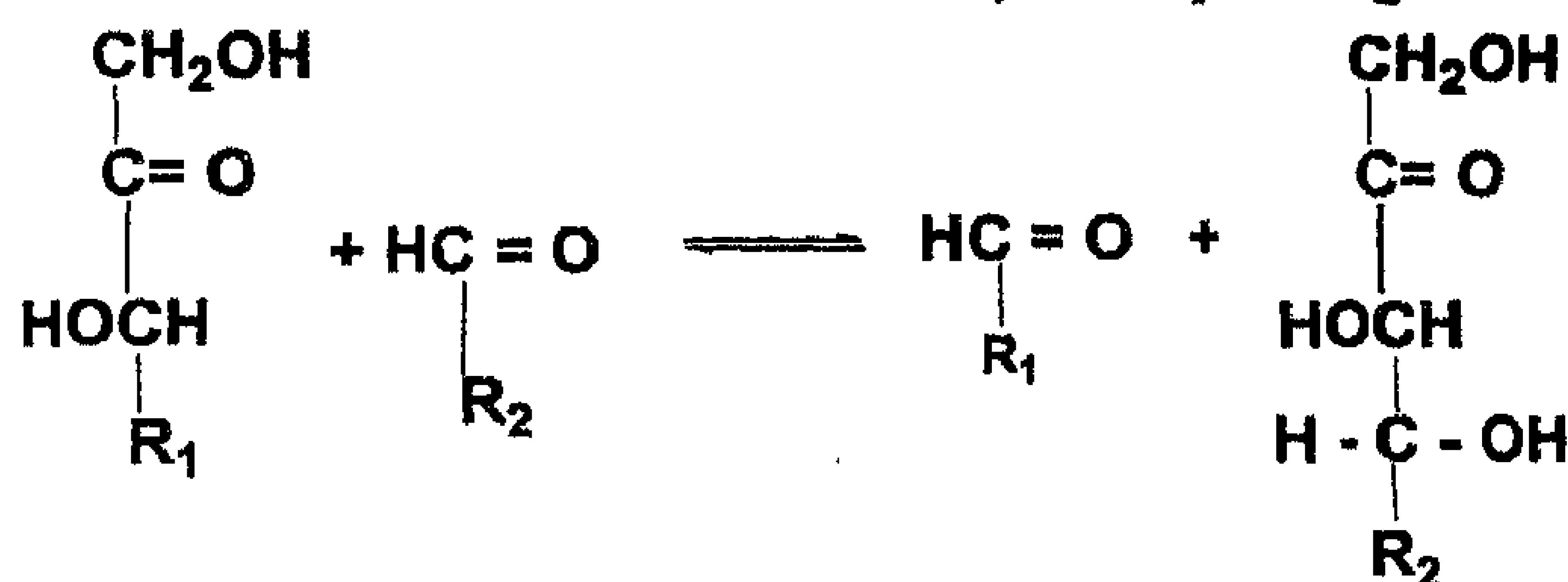
ومن أمثلتها الشائعة :

١- إنزيم Sedoheptulase – 7 phosphate : Glyceraldehydes -3 phosphate glycoaldehyde transferase • وإسمة الدارج Trans Ketolase • والإنزيم ذو إرتباط وثيق بقرائنة من الثيامين بيروفوسفات TPP ، وعنصر الماغنسيوم •

وهو إنزيم ناقل لذرتين كربون (جليكول ألدهيد ؛ أى مجموعة كيتون) من جزئ سكر كيتوزي مانح Donor ، به ذرة الكربون ٣ ، في الوضع الفراغي اليساري ، إلي جزئ ألدهيد مستقبل acceptor • ويتكون مركب كيتوني ، يزيد ذرتي كربون ، على تركيبة الأصلي ، تكون ذرة الكربون رقم ٣ فيه ، ايضاً ، في الوضع الفراغي اليساري L- configuration • وتلعب قرائن الإنزيم TPP ، وعنصر الماغنسيوم ، دوراً ، هاماً ، فى ميكانيكية عمله ، كما يوضحه التفاعل :



٢- إنـــزيم Sedoheptulose – 7 – phosphate : glyceraldehyde-3-phosphate dihydroxyacetone transferase ، واســـــمه الشــــــائع Trans Aldolase • وهـــو إنـــزيم ناقــل لـــثلاث ذرات كربـــون (وحـــدة هيدروكســي أســيتون dihydroxy acetone moiety) مــن جــزئ ســكر كيتوزي مانح ، به ذرة كربون رقــم ٣ ، فـــي الوضـــع الفراغـــي اليســـاري ، إلي جزئ مستقبل • حيث يتكون مركب كيتـــوزي آخــر ، يزيــد ثــلاث ذرات كربون ، عن تركيبه الأصلي ، وتكون فيـــه ، أيضـــاً ، ذرة الكربـــون رقــم ٣ ، فى الوضع الفراغي اليساري ، كما يوضحة التفاعل:

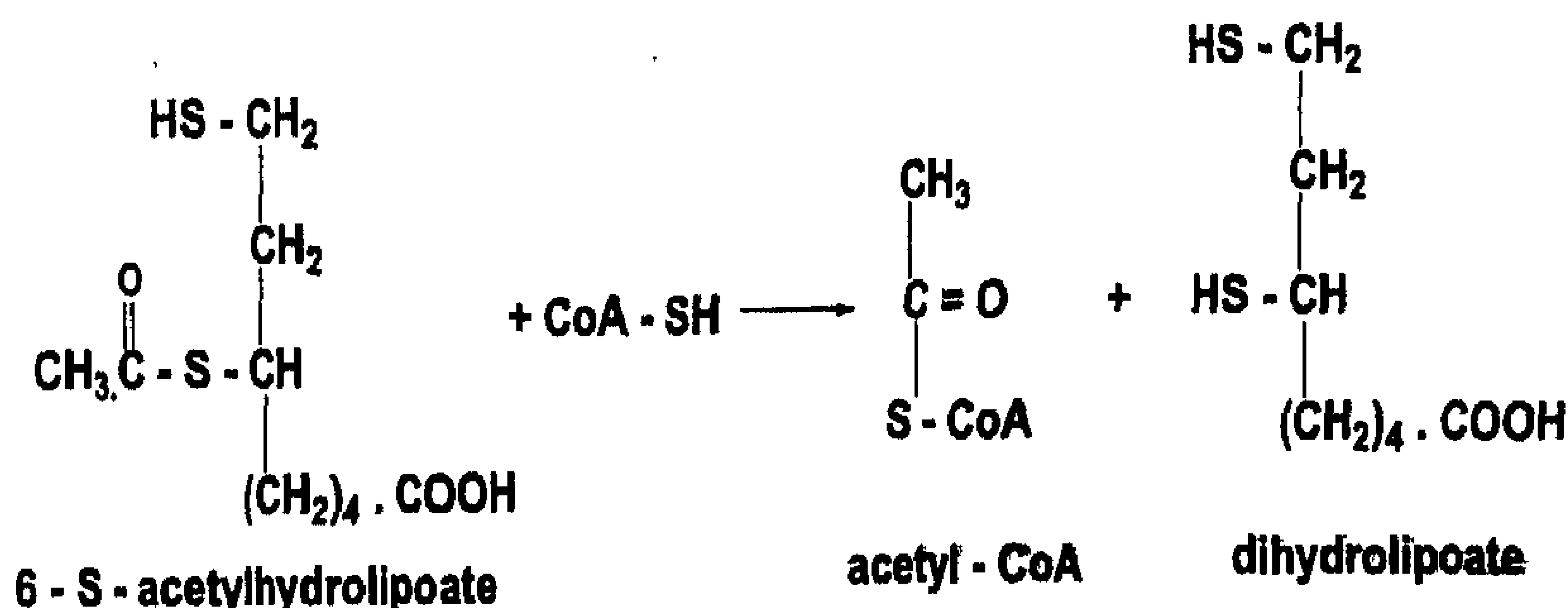


٢. ٣ تحت المجموعة الثالثة :. إنزيمات نقل أنواع مجموعات Acyl

2.3 Sub class : Acyl transferase

وتحتاج هذه الإنزيمـــات إلـــي قـــرين الإنـــزيم.أ Co- A-SH ، للمســـاعدة فى نقل أنواع مجموعة الخـــلات Acyl • حيــث تـــرتبط المجموعـــة الكربوكســـيلية بالحمض ، مع مجموعة السلفهيديل ، بـــالقرين الإنزيمـــي ، وتكـــوين رابطـــة إســـتر كبريتى thioester ، عالية الطاقة energy rich ، ومن أمثلتها :

إنـــزيم Aceyl-Co-A : dihydrolipoate S-acetyltransferase ، وإسـمه الـدارج Lipoate acetyltransferase ، والـذي يسـاعد فـي أكسـدة البيروفيت إلي أستيل CoA في وجود TPP وحمض Lipoate .



٢. ٤ تحت المجموعة الرابعة : إنزيمات ناقلة لجزيئات سكر

2.4 Sub class: Glycosyl transferases

وتقسم تحت المجموعة ، إلـي تحـت تحـت مجمـوعتين ، حسـب نـوع السكر ، التي تساعد في نقلة ، هما :

٢. ٤ . ١ تحت تحت مجموعة الإنزيمات الناقلة للسكرات السداسية :

2.4.1 Sub.sub class : Hextosyltransferases

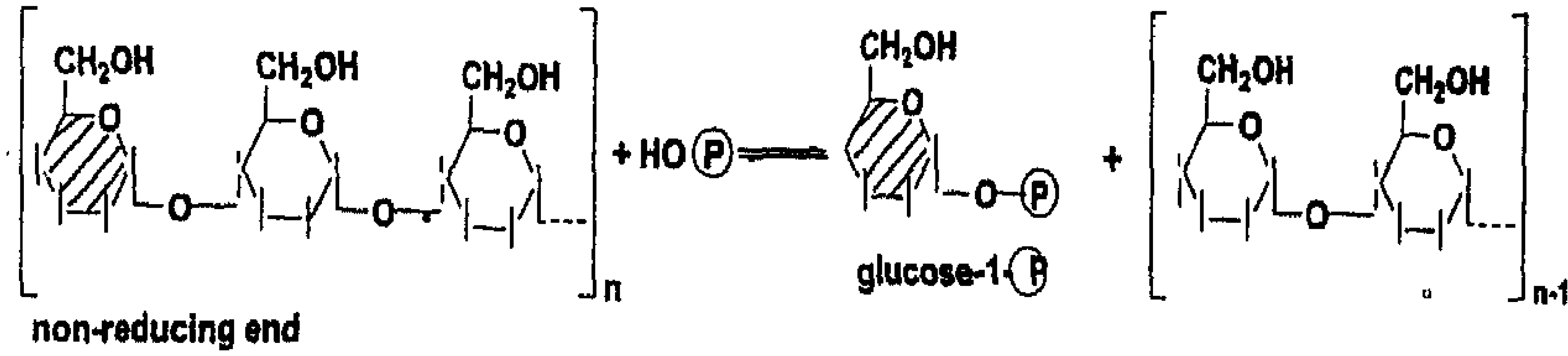
٢. ٤ . ٢ تحت تحت مجموعة الإنزيمات الناقلة للسكرات الخماسية :

2.4.2 Sub.sub class : Pentosyltransferases

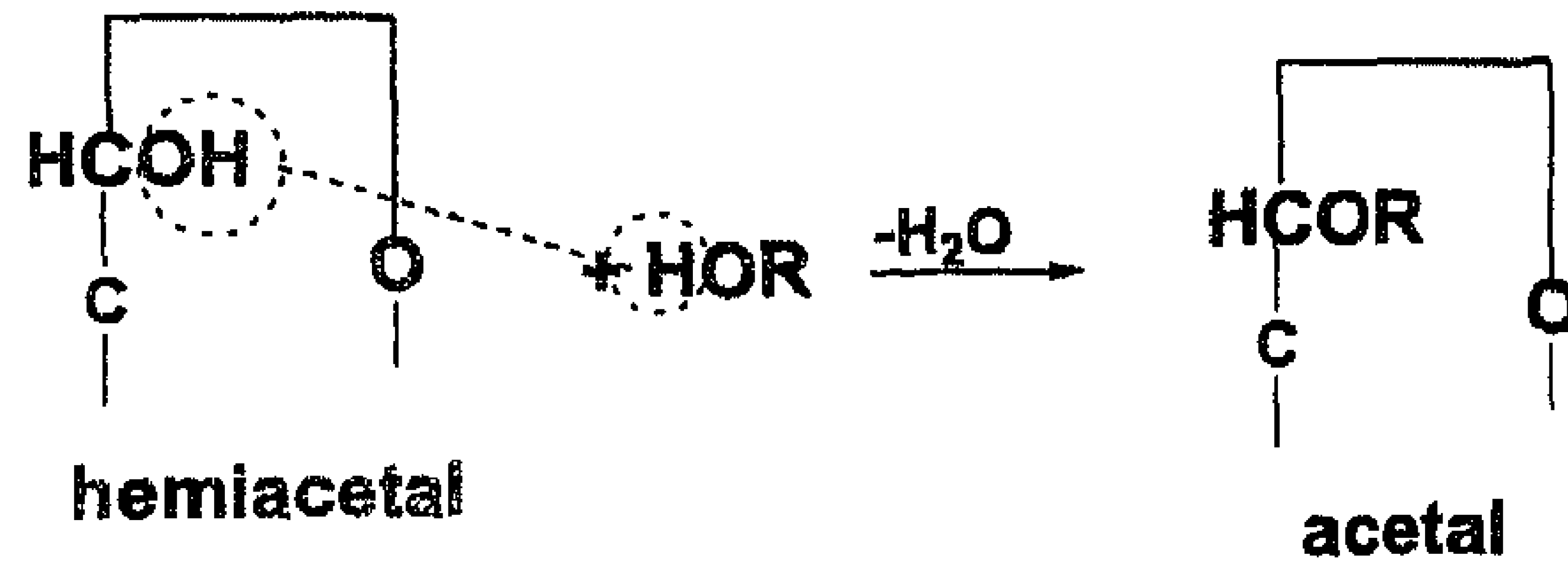
ومعظم تفاعلات تحت المجموعة فـي قسـميها ، قابلـة للإنعكـاس (بنـاء وهدم ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية ، ولـو أنهـا تميـل ، دائمـاً تجـاه الهـدم ، والتحلل ، بدرجة كبيرة) • كمـا تتبـاين مسـتقبلات جـزئ السـكر ، فقـد تنتقـل وحدة جزئ السكر مـن ، وإلـي ، جـزئ سـكر آخـر ، عـن طريـق مجموعـة هيدروكسيل ، في وجود بـادئ Primer ، فتـؤدي إلـي إسـتطالة السلسـلة عنـد طرفها الغير مختزل في البناء ، أو فقـدها ، واحـدة تلـو إخـري ، عنـد الهـدم • أو قد تنقل وحدات جزئ السكر من ، وإلـي ، جـزئ فوسـفاتي ، أو مـن ، وإلـى

، ذرة نتروجين ، في حلقة غير متجانسة ، أو إلـــى غيرهـــا . ومـــن أمثلـــة تحـــت المجموعة :

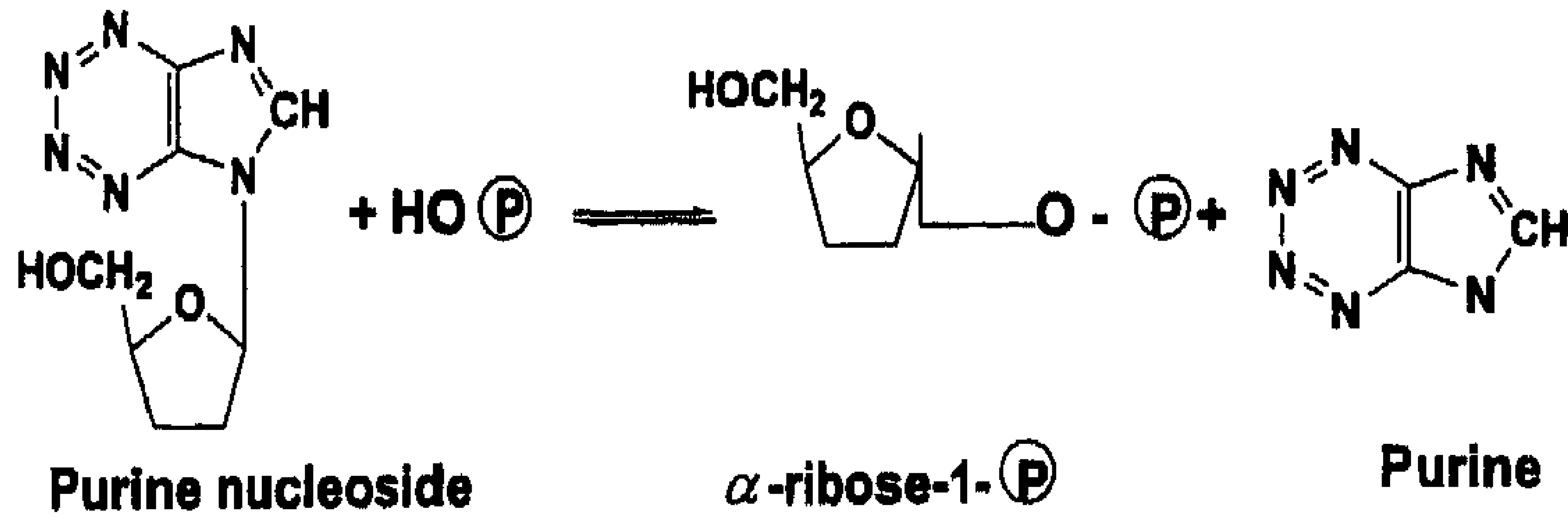
١- إنـــــزيم α-1-4 glycan : orthophosphate glucosyltransferase ، وأسـمة الشــائع ، أو الـــدارج ، starch or α-glucan phosphorylase ، ويســاعد فـــي تخليـــق Synthesis ، أو تحليـــل ، جـــزئ النشـــا فوســـفوريا Phosphorolysis .



٢- إنـــــزيم تخليـــق النشـــا ADP glucose : α1.4-glucan α 4 glucosyltransferase وهو إنزيم يساعد فـــي نقـــل وحـــدات فرديـــة ، مـــن جزئ سكر الجلوكوز ، علـــى صـــورة مشـــتق ثنـــائي فوســـفات اليوريـــدين ، UDPG ، وربطها ، أو تكاثفها ، مع وحدات متكاثفـــة أخـــري ، عنـــد طرفهـــا الغير مختزل ، لتكوين بـــوليمرات عديـــدة ، علـــى مراحـــل ، وذلـــك بـــروابط جلوكوســـيدية (C–O–C) glucosides or acetals ، تنشـــأ مـــن إتحـــاد مجموعة كحـــول ، بجـــزئ ســـكر ، مـــع مجموعـــة نصـــف أســـيتال hemi acetal ، يتم تنشيطها ، للجزئ الآخر ، مـــع فقـــد جـــزئ مـــاء . والتفاعـــل ، فى مراحلة الأخيرة ، غير قابل للإنعكـــاس ، فهـــو إنـــزيم مخـــتص بـــالتخليق عادة .



٣- إنـــزيم تخليـــق النيوكليوتيـــدات البيوريني Purine nucleoside : ـــة orthophosphate ribosyltransferase ، وأســـمه الـــدارج ، أو الشـــائع Purine nucleoside phosphorylase، • وهـــو يســـاعد فـــي تخليـــق النيوكليوتيدات ، عـــن طريـــق إرتبـــاط الســـكر، بـــذرة نتـــروجين بيتـــا -β-N glycosyl bond كما يلي :



يلاحظ إرتباط السكر ، مباشرة ، بـــذرة النتـــروجين ، بـــدلاً مـــن إرتباطـــه بذرة أوكسجين ، في الجليكوسيدات •

٢ .٥ تحت المجموعة الخامسة :

2.5 Sub class : Transferring alkyl or related groups

٢ .٦ إنزيمات تحت المجموعة السادسة :

2.6 Sub class : Transferring nitrogenous groups

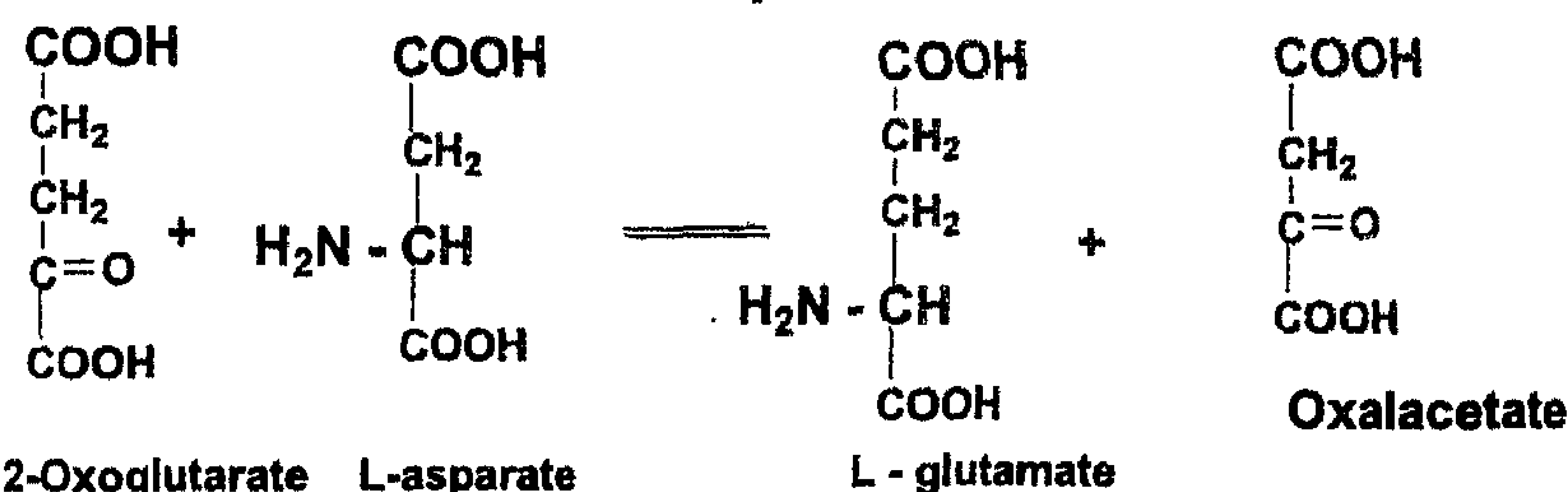
وهي إنزيمات مختصة بمســـاعدة نقـــل مجموعـــات نتروجينيـــة ، لتكـــوين الأميدات ، والأمينـــات ، والأحمـــاض الأمينيـــة ، والبروتينـــات ، فـــي التحـــولات الغذائية للبروتينات •

وتقسم إلي ثلاث تحت تحت مجموعات هي :

2.6.1	Sub – sub class:	Amino transferases	٢ .٦ .١ ناقلة مجموعة أمين
2.6.2	Sub – sub class:	Amidono ransferases	٢ .٦ .٢ ناقلة مجموعة أميدينو
2.6.3	Sub – sub class:	Oximino transferases	٢ .٦ .٣ ناقلة مجموعة أوكسي أمينو

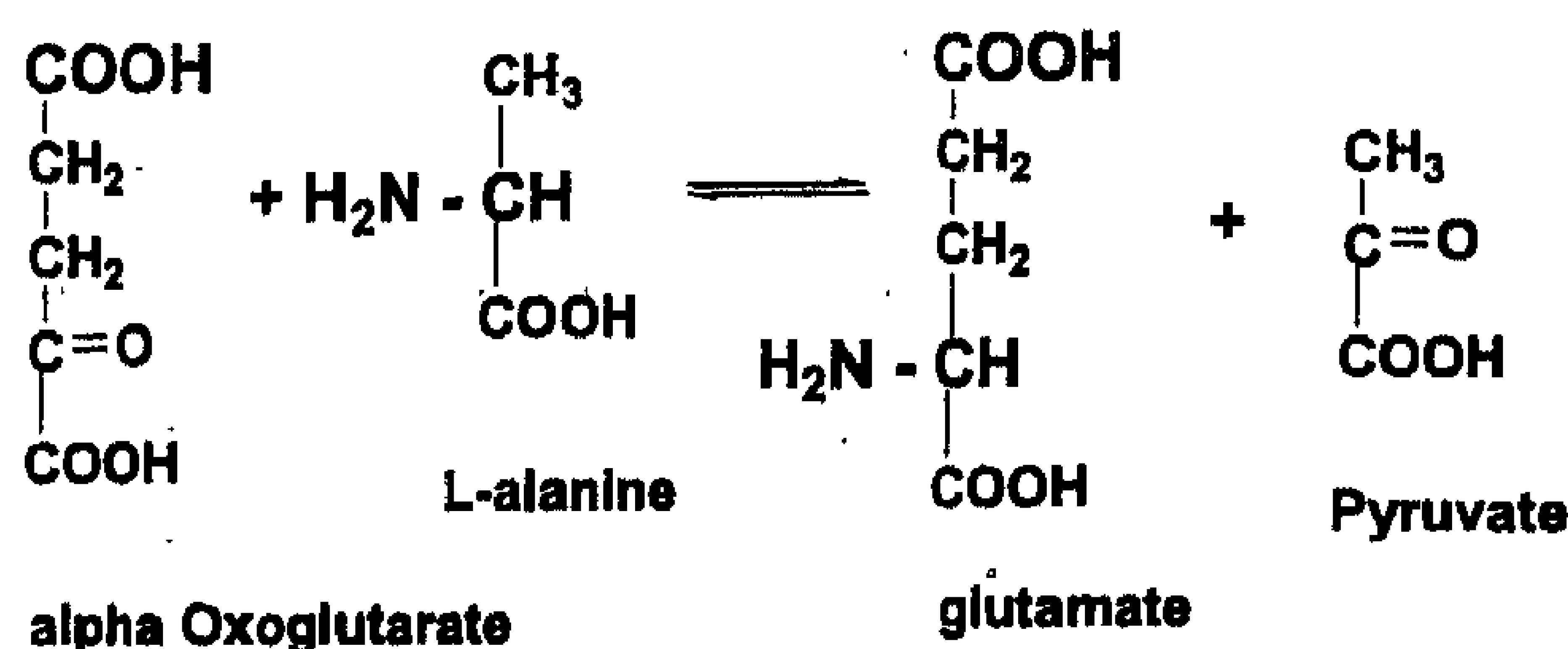
ومن الأمثلة ، الشهيرة ، لتحت المجموعـة السادسـة ، الناقلـة لمجموعـة الأمـين Amino transferases مايلي

١- إنـزيم L-aspartate : 2 - Oxoglutarate amino transferase ، والإسـم الشـائع أو الـدارج لـه aspartate amino transferase ، و كـان يعـرف قـديماً بإسـم glutamic-oxalacetic transaminase ، وهو من الإنزيمـات ، الهامـة ، التـي تسـاعد فـي تخليـق الأحمـاض الأمينية ، من الأحمـاض الكيتونيـة المقابلـة لهـا Keto acids ، مثـل تخليـق الجلوتاميـت α or 2 oxoglutarate ، بنقـل مجموعـة أمـين ، من الأسبارتيت ، حسب التفاعل الآتي :



وهو تفاعل عكسي ، ويحتاج الإنـزيم للمشـتق الفوسـفاتي لفيتـامين B6 ، كقرين إنزيمى (Pyridoxal phosphate or Pyridoxamine)

٢- إنـزيم L-alanine : 2 - Oxoglutarate amino transferase ، والاسم الشـائع ، أو الـدارج ، لـه هـو alanine amino transferase ، وكـان يعـرف قـديماً بإسـم glutamic-pyruvic transaminase ، ويساعد الإنزيم في نقل مجموعة الأمين ، مـن الحمـض الأمينـي ألانـين ، إلي الحمـض الكيتـونيα-Oxoglutarate لتكـوين الحمـض الأمينـي الجلوتاميـت ، مـع تحريـر الحمـض الكيتـوني المقابـل للألانـين Pyruvate ، والتفاعـل قابـل للإنعكـاس ، يحتـاج لوجـود المشـتق الفوسفاتي لفيتامين B_6 كقرين إنزيمي ،



٢. ٧ إنزيمات تحت المجموعة السابعة :

2.7 Sub class : Transferring phosphorus - containing groups

وهي الإنزيمات تساعد فى نقـل مجموعـة فوسـفات ، أو أكثـر ؛ أى نقـل الطاقة ، من نظام لآخر ، فى التفـاعلات الحيويـة • ويـتم ذلـك ، عـادة ، عـن طريق جزئ الفوسفات العالي الطاقـة ATP ، أو غيرهـا ، مـن النيوكليوتيـدات ، عديدة الفوسفات •

وتعرف الإنزيمات التـي تسـاعد فـى نقـل مجموعـة الفوسـفات ، عـن طريـق جزيئـات ATP ، بالإسـم Kinases ، تميـزاً لهـا عـن غيرهـا ، مـن النيوكليوتيدات • وتقسم تحت المجموعـة ، إلـي ثمـان تحـت تحـت مجموعـات : Sub sub classes

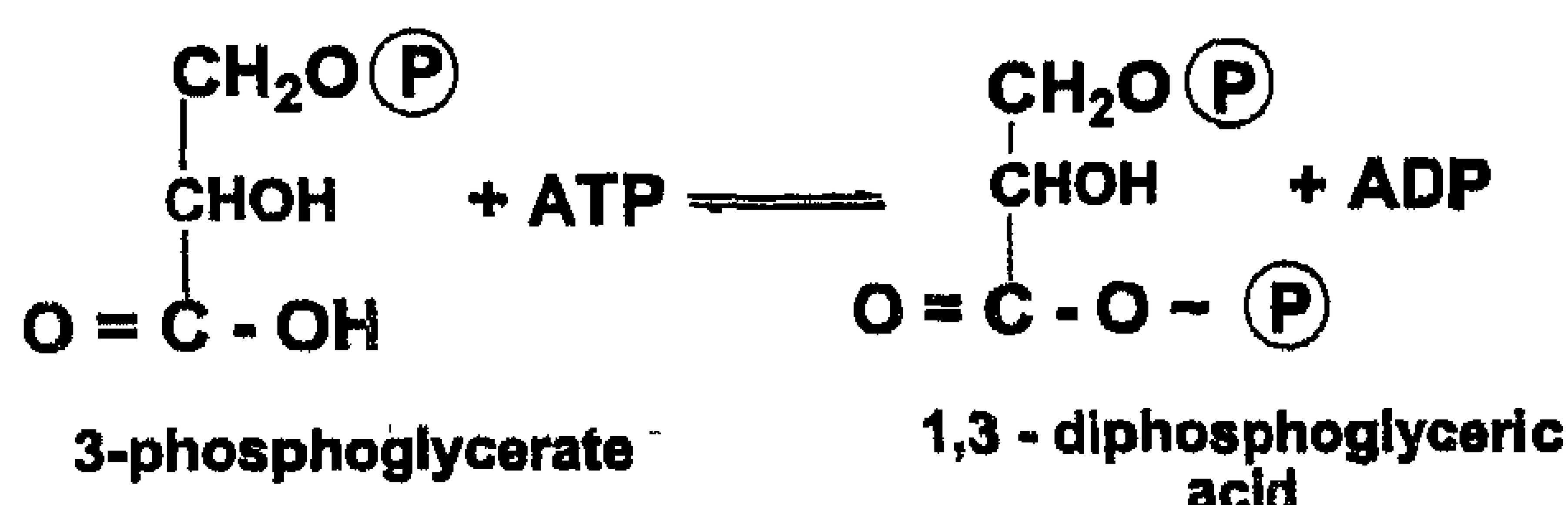
2.7.1 Phosphotransferases with an alcohol group as an acceptor .
2.7.2 Phosphotransferases with a carboxyl group as an acceptor .
2.7.3 Phosphotransferases with a nitrogenous group as an acceptor .
2.7.4 Phosphotransferases with a phospho group as an acceptor .
2.7.5 Phosphotransferases apparently intramolecular .
2.7.6 Pyrophosphotransferases .
2.7.7 Nucleotidyl transferases .
2.7.8 Transferases for other substituted phospho – groups .

ولعل أشهر تحـت تحـت المجموعـات ، ذات الأهميـة ، الخاصـة ، فـي نظام التصـنيف ، الـذي وضـعته لجنـة الإنزيمـات ، تلـك الإنزيمـات الناقلـة للفوسفات ، إلي جزيئات السكرات • والفوسـفات المنقولـة ، تسـتقبلها مجموعـات

الهيدروكسيل الكحولية OH– الطرفية ، غالباً ، مثال في جزئ السكر ، والغير مرتبطة ؛ أى الحرة ، لتكوين رابطة إسترية ، عادة ، أو جلوسيدية ، أحياناً • وهي روابط منخفضة الطاقة • على عكس ATP •

ومن أمثلته تكوين الروابط الإسترية ، تخليق هكسوز ٦ فوسفات ، من أى سكر سداسي ، في وجود جزئ ATP ، تحت تأثير إنزيم hexokinase (ATP : D hexose 6-phosphotransferase) •

ومن أمثلة الروابط الأسيلية Acyl – phosphate bond ، تخليق 3 phosphoglycerate من 1,3 diphosphoglycerate (1, 3PGA) ، في وجود جزئ ATP ، تحت تأثير إنزيم ATP : 3Phospho glycerate 1-phosphotransferase ، في تفاعلات التخليق الضوئي • والتنفس . والتفاعل قابل للإنعكاس ، بسهولة ، لوجود رابطة غنية بالطاقة ، على جانبي التفاعل :

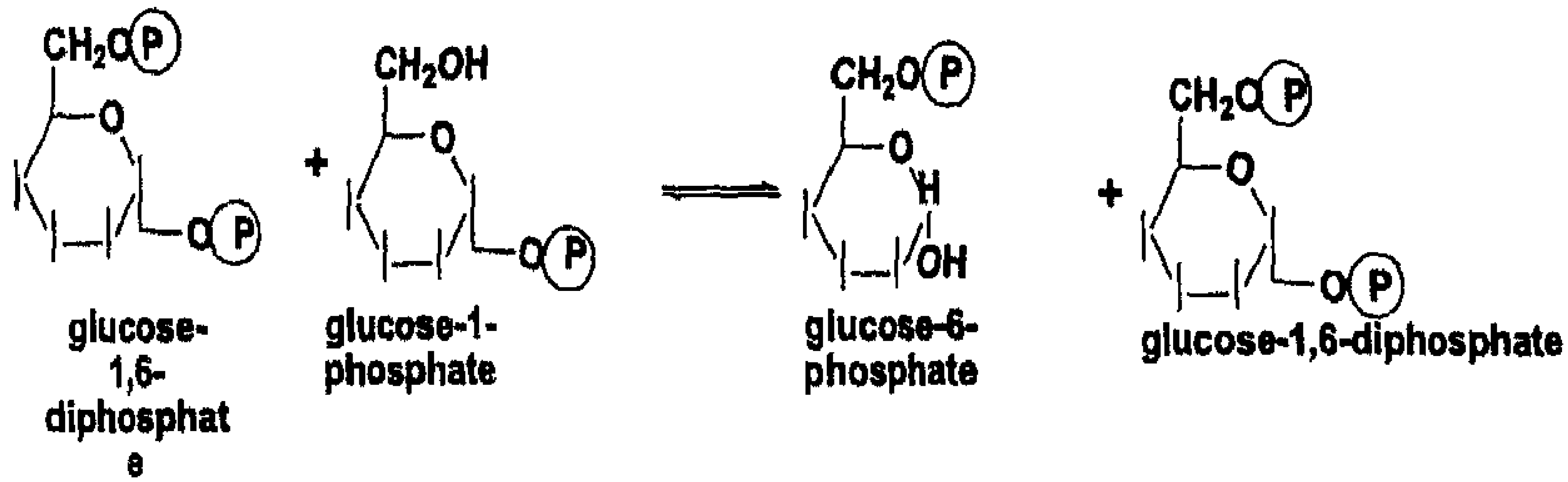


ومن أمثلة الإنزيمات ، الهامة ، في تحت تحت المجموعة الرابعة 2.7.4 ، الإنزيم الذي يساعد في نقل مجموعة الفوسفات ، من ATP إلي AMP : **ATP + AMP ⇌ 2 ADP** • وهو إنزيم ATP : AMP phosphotransferase ، وإسمه الشائع Adenylate Kinase • والتفاعل ، أيضاً ، قابل للإنعكاس ، لوجود الروابط الغنية بالطاقة ، على جانبي التفاعل •

ومن الجدير بالذكر ، أن الإنزيمات الناقلة لمجموعة فوسفات ، من ذرة كربون على جزئ ، إلي ذرة كربون ، أخري ، على ذات الجزئ ، والمعروفة بإسم phosphomutases ، لا يشارك فيها أى من المركبات النيوكليوتيدية ، الفوسفاتية ، العالية الطاقة • فتحويل G-6 p ، إلي G-1-P ، أو العكس ، يتم بمساعدة إنزيم α-Dglucose – 1 , 6 diphosphate : α-

D-glucose – 1 – phosphate phosphotransferase ، وأسمه الشائع ؛ Phosphoglucomutase ، دون مشاركة من الـ ATP ، أو غيرة من النيوكليوتيدات ، عديدة الفوسفات .

وتعتمد ميكانيكية ذلك ، على فرض تكوين مركب وسطي ، ثنائي الفوسفات هو G-1-6-di Ⓟ ، بإنتقال مجموعة الفوسفات ، الداخلة في تركيب البروتين الإنزيمي ، نفسة ، ثم يتم التبادل ، ويعاد ترتيب مجموعة الفوسفات ، داخل الجزئ ، مع خروج الإنزيم ، بمجموعة الفوسفاتيية ، مرة أخري ، لكى تبدأ التفاعل من جديد . ويوضح الشكل التالي هذه الميكانيكية :



٢. ٨ تحت المجموعة الثامنة : الإنزيمات الناقلة لمجموعة تحتوي على كبريت

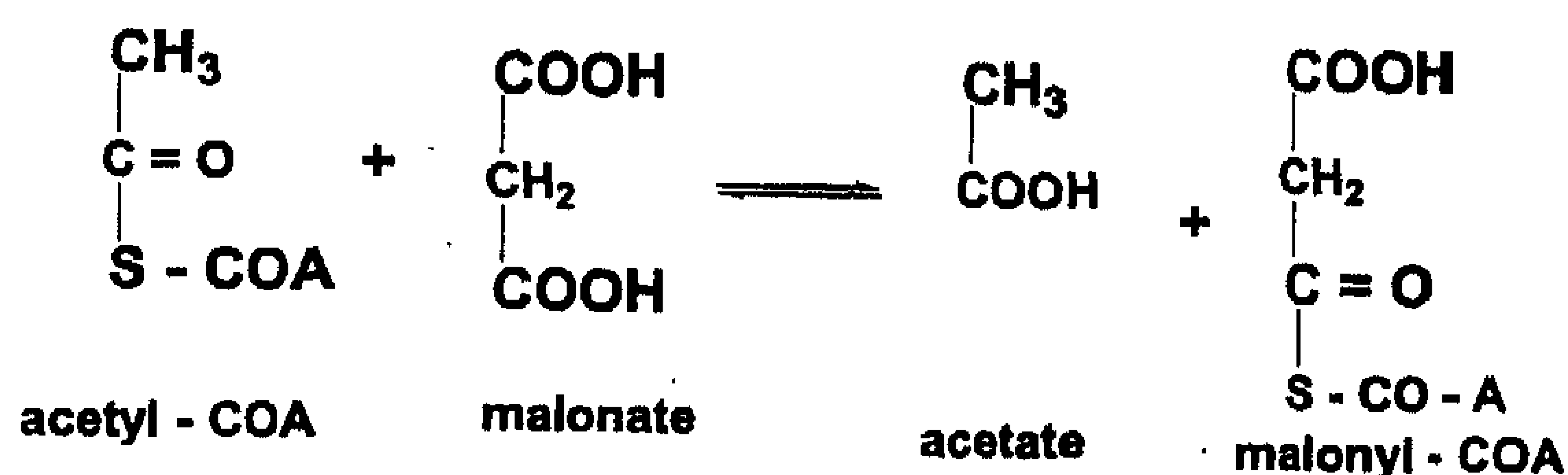
2.8 Sub class : Transferring sulphur - containing groups

وتصنف تحت المجموعة ، إلي تحت تحت المجموعات الاتية :

2.8.1 : Sulphurtransferase
2.8.2 : Sulphotransferase
2.8.3 : CO - A - transferase

ولعل أشهرها ، وأهمها تحت تحت المجموعة الثالثة ، الناقلة للقرين الإنزيمي CO-A ، نفسة كوحدة طاقة كاملة ، لا كمجموعة أسيلية فقط Acyl-phosphyl . ومن أمثلتها إنزيم :

Actyl CO-A : malonate CO-A – transferase ، واسمه الشائع Malonate CO-A transferase . وهو يساعد في نقل قرين الإنزيم A ، كوحدة كاملة . والتفاعل عكسي كالآتي :



٣- المجموعة الثالثة : إنزيمات التحليل المائي . Class 3 Hydrolases

وهي إنزيمات تعمل ، غالباً ، عند الظروف الغير طبيعية ؛ أى عند تعرض النبات لظروف بيئية غير ملائمة ، كتعريضه للمبيدات على سبيل المثال ، أو دخولة فى مرحلة الشيخوخة ، أو عند موت النبات أو أحد أعضائه ، أو عند التحليل الذاتي للخلية . لأن فى عملها فقد كبير في الطاقة . ومعظم تفاعلاتها غير قابلة للإنعكاس ، بدرجة كبيرة ، وينتج عنها مواد قابلة للذوبان ، فى الماء ، وتفقد الخلية تركيبها البنائي ، وتتحول إلي مادة سائلة ، عند تحللها ذاتياً . ولا يوجد لظاهرة التحلل الذاتي للخلية ، أى علاقة بالتنفس ، أو الإنحلال المرضي ، الناتج عن عوامل خارج الخلية .

وقد صنفت هذه المجموعة ، إلي تسع تحت مجموعات ، طبقاً لمادة التفاعل هي :

3.1 Acting on ester bonds .
3.2 Acting on glycosyl compounds .
3.3 Acting on ether bonds .
3.4 Acting on peptide bonds (peptide hydrolases) .
3.5 Acting on C - N bonds other than peptide bonds .
3.6 Acting on acid - anhydride bonds .
3.7 Acting on C - C bonds .
3.8 Acting on halide bonds .
3.9 Acting on P - N bonds .

٣-١ تحت مجموعة الإنزيمات العاملة على الروابط الإسترية

Sub class 3.1 Acting on ester bonds وتكــون أســماؤها النظاميــة ، علــى النمط Substrate esterase ٠

والإســـتيريزات esterases ذات تخصـــص نســـبي relative ، تســـاعد فى عمليات ، التحليل المائي ، لمختلف الإسترات ، وبمعدلات متباينة ٠

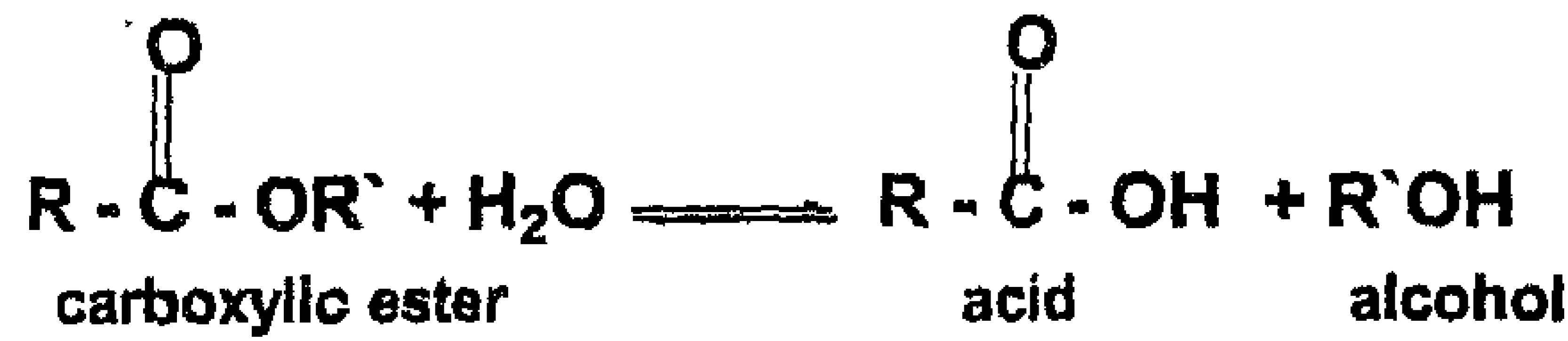
وتقسم تحت المجموعة الهيدروليزيـــة Hydrolases إلــي ٦ تحــت تحــت مجموعات هي :

Sub – sub classes

: Carboxylic ester hydrolases .
: Thiolester hydrolases .
: Phosphoric monoester hydrolases .
: Phosphoric diester hydrolases .
: Triphosphoric monoester hydrolases .
: Sulphuric ester hydrolases .

ومن أمثلة الإستيريزات esterease الشهيرة :

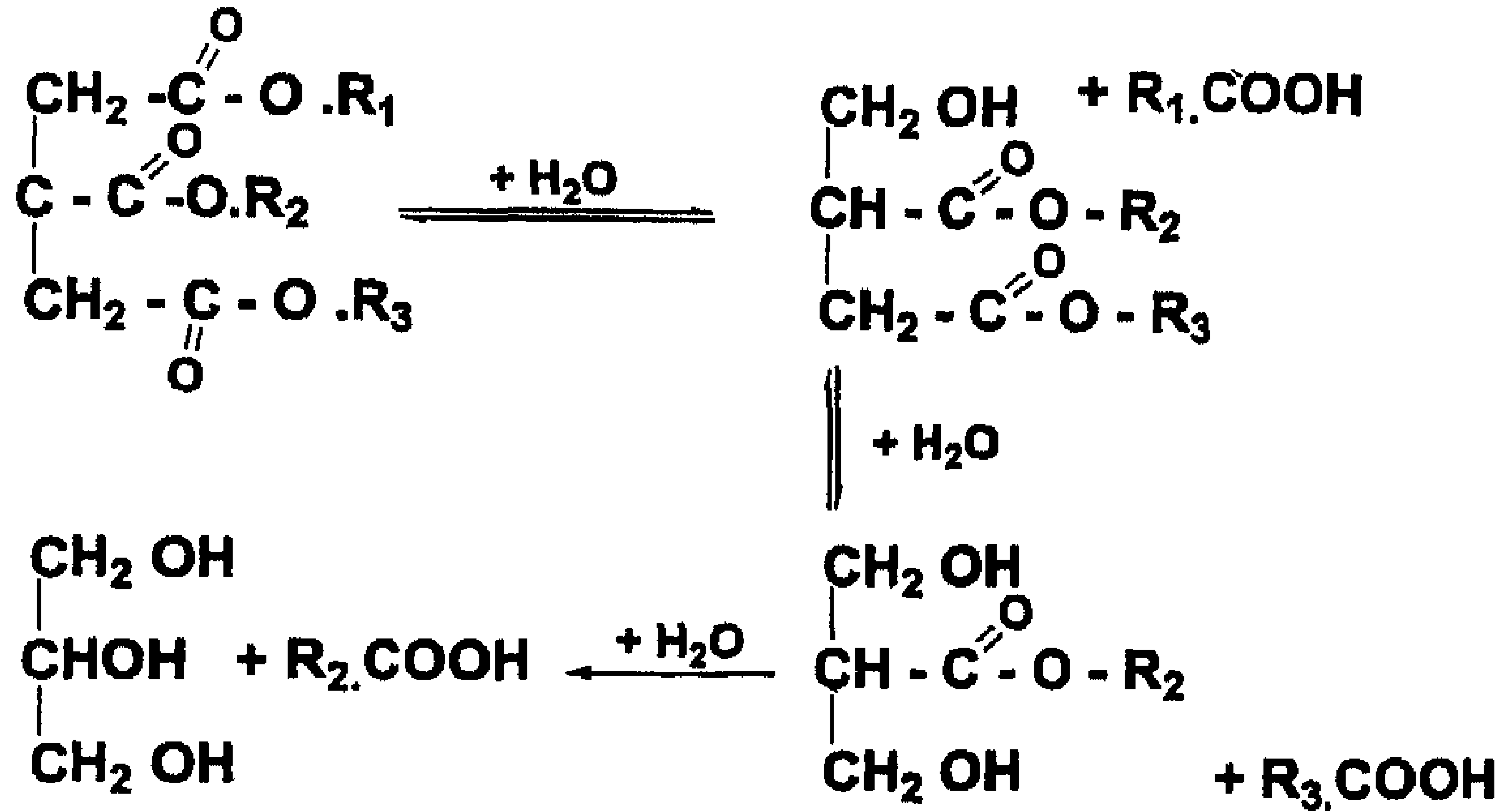
١- إنـــــزيم Carboxylic ester hydrolase ، واســـــمه الشـــــائع Carboxylesterase ، وهـــو يســـاعد فـــي تحليـــل الـــروابط الإســـترية المختلفة ، مائيـــاً ، إلـــي مكوناتهـــا والتفاعـــل قابـــل للإنعكـــاس ، حســـب التفاعل :



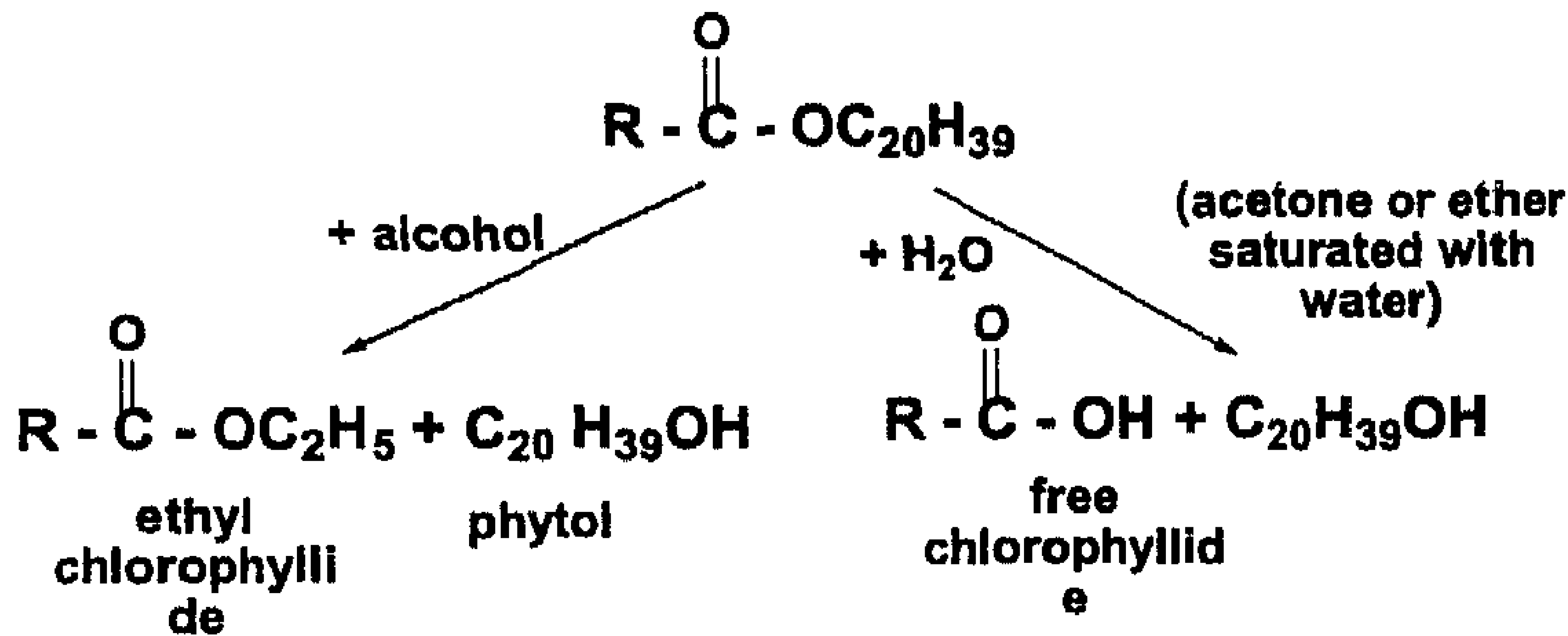
٢- إنــزيم glycerol ester hydrolase ، وإســمه الشــائع ، أو الــدارج ، Lipase ٠ ويســـاعد فـــي تحليـــل الـــروابط الإســـترية ، بالجلســـريدات المختلفة (أحادية أو ثنائية أو ثلاثية) فـــي الموضـــع ألفـــا ، تحلـــيلاً مائيـــاً mono or di or tri- glycerides ٠

ويتم ذلك ، على ثلاث مراحل ؛ الأولـــي : ويتحـــول فيهـــا الجلســـريد ، إلي ألفـــا وبيتـــا جلســـريد ٠ والثانيـــة : إلـــي بيتـــا أحاديـــة الجلســـريد -β monoglyceride . أمـــا المرحلـــة الثالثـــة، فهـــى إلـــي الجلســـرول ،

والحمض الدهني ، والمرحلتــان ، الأولــي والثانيــة ، قابلــة للإنعكــاس ، أما المرحلة الثالثة ، فهي غير قابلة للإنعكاس ، وتــتم بمعــدل أبطــأ ، مــن المرحلتين الأولي والثانية حسب التفاعل :



٣- إنــــزيم Chlorophyll chlorophyllido hydrolase ، واســـــمه الـــدارج ، أو الشـــائع ، Chlorophyllase ، وهـــو إنـــزيم ذو تخصـــص مطلق Absolute ، بالنسبة للكلوروفيل ، يســـاعد فـــي التحليـــل المـــائي hydrolysis للكلوروفيـــل ، إلـــي كلوروفيليـــد حـــر Chlorophllide ، كما يمكنـــة تحليـــل الكلوروفيـــل ، تحليـــل كحـــولي ، alcoholsis إلـــي كلوروفيليـــد الكحـــول chlorophyllide alcohol ، والتفاعـــل غيـــر قابل للإنعكاس ، حسب :



٤- إنـــزيم glucono : 6 lactone hydrolase ، وإســـمه الـــدارج ، أو الشـــائع ، gluconolactonase ، وهـــو إنـــزيم ذو تخصـــص

مطلق ، للاكتونات lactones فقط ؛ أى الإسترات الداخلية internal esters ، حيث يساعد في التحليل المائي لها ٠ والتفاعل غير قابل للانعكاس :

6- phosphoglucono - δ - lactone + H_2O → 6- Phosphogluconic acid

٥- إنزيم Fructose – 1 – 6 diphosphate : 1 phospho hydrolase ، وإسمه الدارج ، أو الشائع ، hexosediphosphatase ، ويساعد في التحليل المائي لإسترات السكريات ، مع حمض الفوسفوريك ٠ وهو إنزيم ذو تخصص نسبي Relative ، شأنة في ذلك ، شأن جميع الفوسفاتيزات phosphatases ٠ والتفاعل غير قابل للإنعكاس ٠

fructose-1,6-diphosphate + H_2O → fructose-6-phosphate + HO(P)

٣-٢ تحت المجموعة الثانية ، من إنزيمات التحلل المائي : الإنزيمات العاملة على المركبات الجلوكوسيدية

Sub class 3.2 : Acting on glycosyl compounds .

وتقسم تحت المجموعة ، إلي ثلاث تحت تحت مجموعات هي :

٣-٢-١ إنزيمات تساعد فى تحليل الجلوسيدات الحقيقية مائياً

Sub sub class 3.2.1 :Glycoside hydrolases

٣-٢-٢ إنزيمات تساعد في التحليل المائي للمركبات النتروجلايكوسيدية ٠

3.2.2 Hydrolysing N-glycosyl compounds

٣-٢-٣ إنزيمات تساعد فى التحليل المائي للمركبات الكبريتوجليكوسيدية

3.2.3 Hydrolysing S-glycosyl compounds

وفيما يلي بعض الأمثلة الشائعة فى التحولات الغذائية :

أولاً : أمثلة لإنزيمات تابعة لتحت المجموعة ٣-٢-١ ، التي تساعد فى تحليل الجليكوسيدات الحقيقية مائياً :

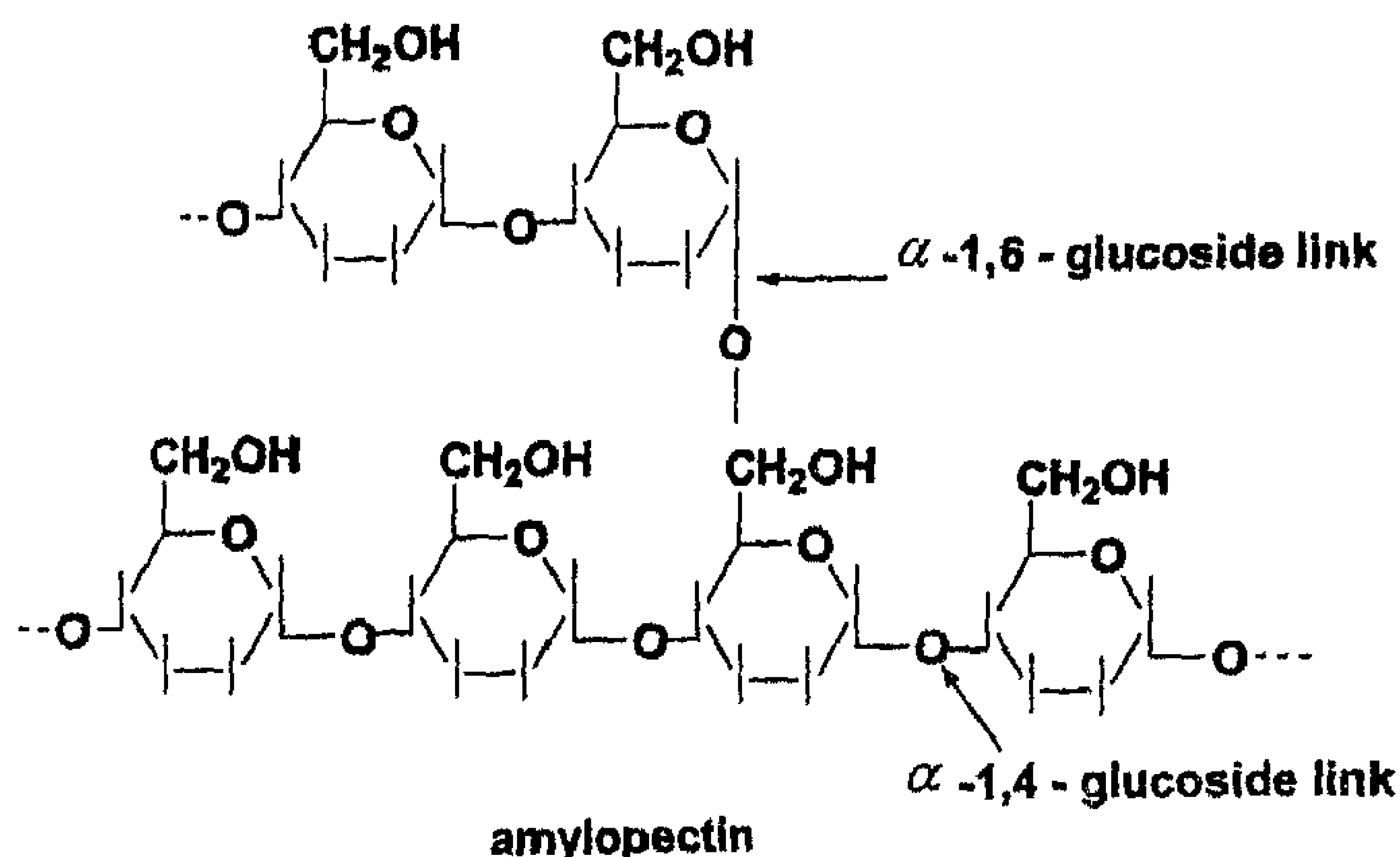
أ- إنزيمات تعمل على جليكوسيدات عديدة Poly glycosides :

١- إنزيم تحليل النشا α-1-4 glucan : 4 glucanohydrolase ، وإسمة الشائع α-amylase .

ويساعد الإنزيم في تحليل أى من الروابط الجلوكوسيدية ألفا ١-٤ (α 1-4 links) الموجودة بين جزيئات الجلوكوز ، فى سلسلة النشا ، تحليلاً مائياً ، وبدون نظام معين .

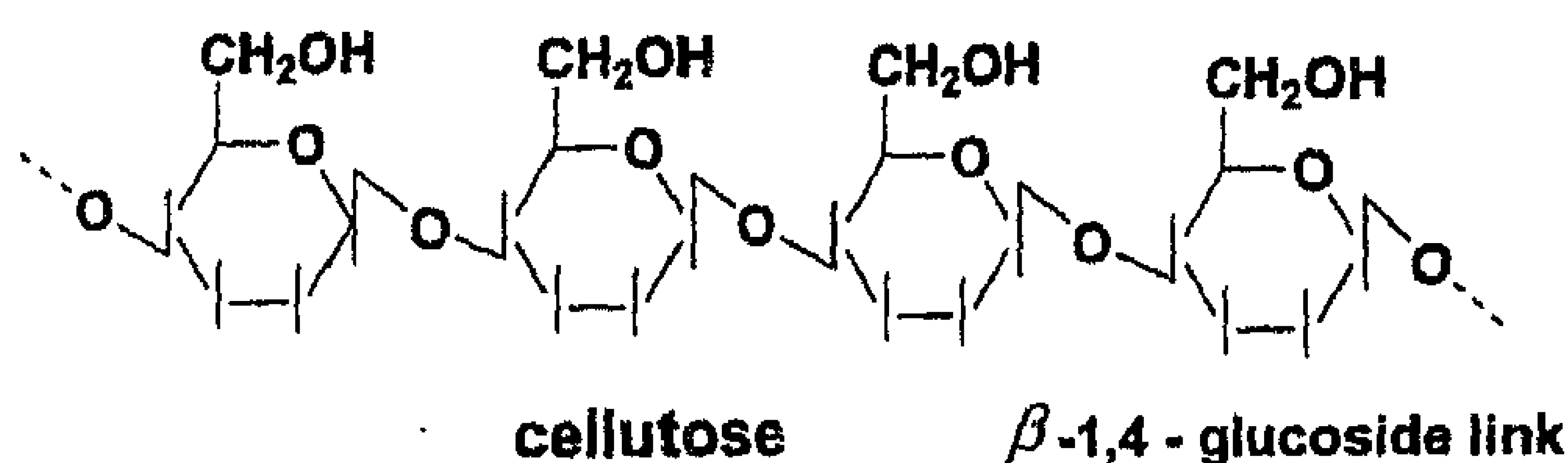
٢- إنزيم تحليل الأميلوز α-1-4 glucan maltohyrolase ، واسمه الشائع (β amylase) ويساعد الإنزيم في تحليل الروابط الجلوكوسيدية ألفا ١- ٤ ، بدءً من الطرف الغير مختزل ، وبالترتيب ، بشكل منظم ، فى سلسلة الأميلوز ، أو سلسلة الأميلوبكتين ، بجزئ النشا ، تحليلاً مائياً ، إلي جزئ مالتوز الشكل بيتا β form .

٣- إنزيم amylopectin : 6 glucanohydrolase ، وإسمة الشائع ، أو الدارج ، amylopection 1- 6 – glucosidase ، وكان يعرف ، قديماً ، باسم R enzyme ويساعد الإنزيم في تحليل الروابط الجلوكوسيدية ألفا ١- ٦ ، الموجودة بين سلاسل الأميلوز ، والأميلوبكتين في نقط تفريع جزئ النشا ، تحليلاً مائياً :



٤- إنـــزيم تحليـــل الســـليلوز β-1-4 glucan 4 glucanohydrolase ، والإسم الدارج ، أو الشائع ، Cellulase

ويساعد الإنزيم في التحليل المـــائي ، للـــروابط الجلوكوســـيدية بيتـــا ، ١-٤ glucan β-1-4 ، الموجودة بـــين جزيئـــات الجلوكـــوز ، فـــي سلســـلة السيليوز:



٥- إنـــزيم تحليـــل الانيـــولين Inulin -1- fructanohydrolase ، والإســـم الدارج ، أو الشائع ، هو Inulase .

ويساعد الإنزيم فى التحليل المائي لجزئ الانيـــولين ، عنـــد الرابطـــة بيتـــا β-1-2 fructan

$HOCH_2$ CH_2 $HOCH_2$ CH_2 $HOCH_2$ CH_2

-1,2-fructan link

Inuline

ب- إنزيمات تحليل مائي تعمل على جلوكوسيدات بسيطة :

١- إنــــزيم α-glucoside glucohydrolase : 4 glucanohydrolase ، والإسم الدارج الشائع α-glucosidase .

ويحلل الإنزيم مائياً ، المركبـــات الجلوكوســـيدية البســـيطة ، المرتبطـــة بروابط جلوكوسيدية ألفـــا ١ ، ٤ ؛ مثـــل المـــالتوز ، إلـــي وحـــدتين مـــن الجلوكوز ، عند الرابطة الجلوكوســـيدية بينهمـــا ، ألفـــا ١ ، ٤ ، والإنـــزيم ذو تخصص نسبي Relative ، يساعد في التفاعل العام الآتي :

CH_2OH ... $-O-R$ $\xrightarrow{+H_2O}$ CH_2OH ... OH + ROH

٢- إنـــزيم β-glucoside glucohydrolase . وهـــو إنـــزيم ذو تخصـــص نسبي ، يساعد فى التحليل المـــائي ، للمركبـــات الجلوكوســـيدية البســـيطة ، المرتبطة بروابط جلوكوسيدية ، بيتا ١-٤ ، ويمثلة التفاعل الآتي

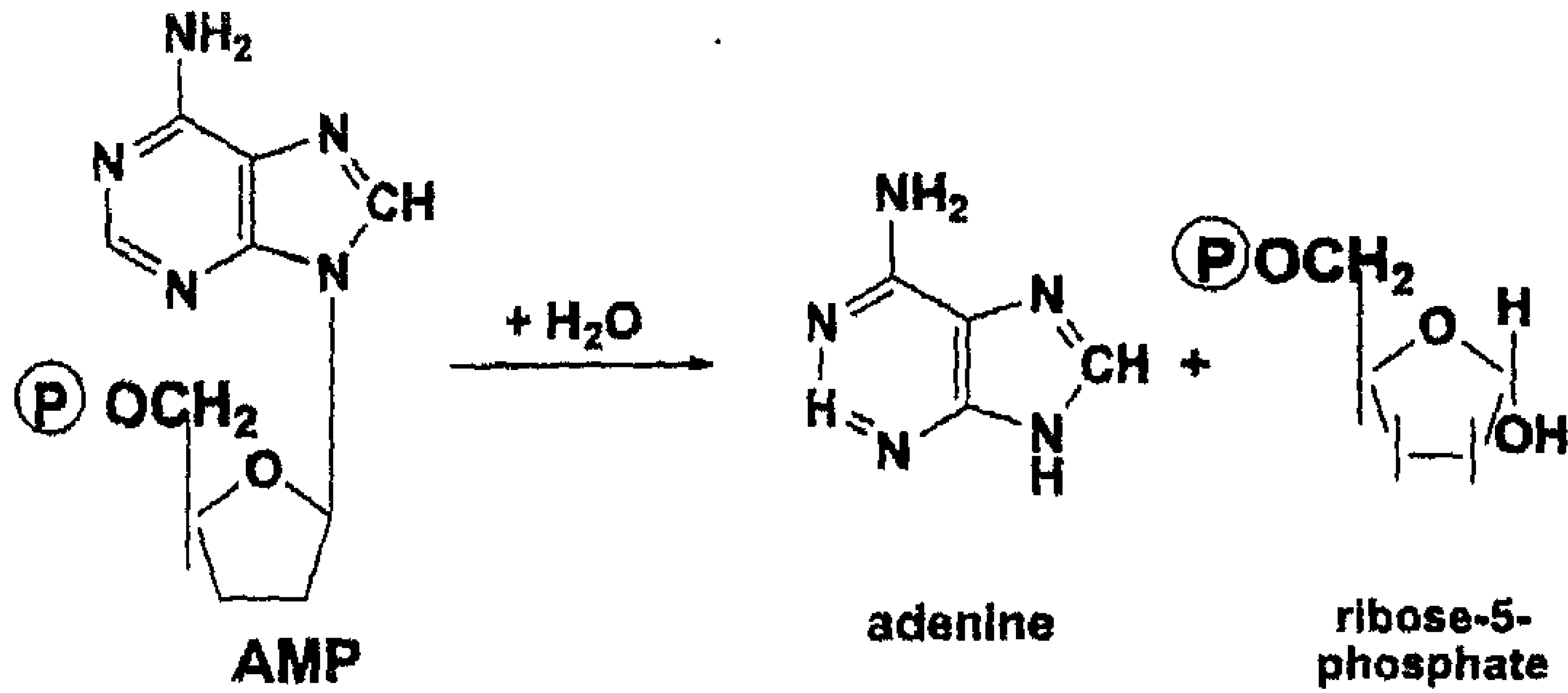
CH_2OH ... $-O-R$ $\xrightarrow{+H_2O}$ CH_2OH ... OH + ROH

٣- إنـــزيم β fractofuranoside fructohydrolase ، واسـمه الشـائع أو الدارج ، β-fructofuranosidase ، وكان لـه أسـماء شـهيرة قـديماً ؛ منهـا الإنفرتيـز inverase وسـكاريز succharase والسـكريز sucrase . وهو إنزيم يحلـل السـكروز ، مائيـاً ، إلـى مكوناتـه ، مـن الجلوكوز والفركتوز .

ثانياً : أمثلـة لإنزيمـات تابعـة لتحـت المجموعـة الثانيـة ٣-٢-٢ ، التـي تساعد في تحليل الجلوكوسيدات النتروجينية N-glycosyl :

١- إنـــزيم AMP phosphoribohydrolase ، واسـمه الشـائع ، أو الدارج ، AMP nucleosidase

ويساعد الإنزيم في التحلل المـائي لقـرين الإنـزيم AMP ، إلـى قاعـدة الأدينين ، والسكر الخماسي الريبوزي ، حسب التفاعل :



٣. ٤ تحت المجموعة الرابعة :

Sub class 3.4 Acting on peptide bonds (peptide hydrolases)

وتعمل إنزيمات تحت المجموعة هـذه ، علـى التحليـل المـائي ، للـروابط الببتيدية ، الموجودة بين الأحماض الأمينيـة ، فـي جـزئ البـروتين ، والمركبـات ذات العلاقة ، وهي إنزيمات ، بدرجة أو بـإخري ، تعتمـد علـى طبيعـة ، ونـوع ، المجموعـة الفعالـة ، الملاصـقة ، أو المجـاورة ، للرابطـة الببتيديـة ، وعلـى طبيعة السلسلة الجانبية ، المجاورة للرابطة الببتيدية .

وقد قسمت تحت المجموعة إلي أربعة تحت تحت مجموعات هي :

3.4.1 Sub sub class : α – aminopeptide amino acidohydrolases

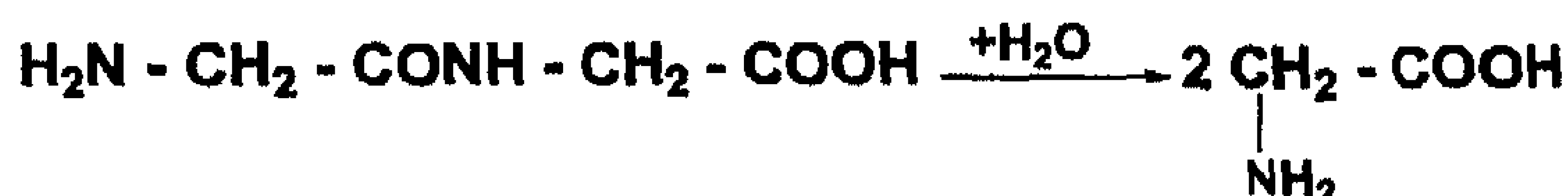
ويضم الإنزيمات التي تساعد في فصل وحدات الأحماض الأمينية ، الواحدة ، تلو الإخري ، بدءً من الطرف الأميني ، الحر ، للسلسلة الببتيدية . فهي إذن من النوع exopeptidases ، ولا تستطيع تحليل الروابط التي بداخل السلسلة .

3.4.2 Sub sub class : α – carboxypeptide amino acidohydrolases

ويضم الإنزيمات التي تساعد ، أيضاً ، في فصل وحدات الأحماض الأمينية ، الواحدة تلو الإخري ، ولكن بدءً من الطرف الكربوكسيلي الحر ، للسلسلة الببتيدية . فهي إذن من النوع exopeptidases أيضاً ، ولا تستطيع تحليل الروابط التي بداخل السلسلة .

3.4.3 Sub sub class : Dipeptide hydrolases

وهي الإنزيمات التي تعمل على ثنائيات الببتيد ، فهي إذن من النوع endopeptidases ، حيث تمارس عملها من داخل السلسلة الببتيدية ؛ محللة ثنائيات الببتيد ، إلي وحداتها . ولا تتطلب هذه الإنزيمات وجود مجموعات طرفيه حرة ، مثل إنزيم glycyl – glycine hydrolase ، التي يساعد في تحليل ثنائى الببتيد ، إلي جزئين من الحمض الأميني :



$$H_2N - CH_2 - CONH - CH_2 - COOH \xrightarrow{+H_2O} 2\ \underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH_2}} - COOH$$

3.4.4 Sub sub class : Peptide peptido hydrolases

وتضم الإنزيمات التي تساعد في تحليل الروابط الببتيدية المجاورة لمجموعات خاصة ، يحددها الإنزيم ، فبعضها يتطلب وجود مجموعة طرفية حرة (كربوكسيلية أو أمينية) ، وبعضها لا يعمل إلا إذا كانت هذه المجاميع مرتبطة ، بدرجة أو بإخري ، بسلسلة جانبية خاصة ، وقد أمكن عزل الكثير

منها ، بصورة نقية ، ومتبلورة ، ولكنها تحتاج لمزيد من الدراسة ، لتوضيح نوع التخصص الإنزيمي ٠

ومن أمثلة إنزيمات تحت تحت المجموعة :

١- Papain الموجود في السائل اللبني لنبات البابـاظ *Carica papaya latex*،
٢- Ficin الموجود فى السائل اللبني لأنواع الفيكس *Ficus sp* ،
٣- bromelin الموجود فى أنسجة نبات الأناناس *Pineapple* ،
٤- euphorbain الموجود فى أنسجة نبات *Euphorbia* ،
٥- Solanain الموجود فى أنسجة الطماطم والسولانم *Solanm* ،
٦- arachain الموجود فى الفول السوداني *Arachis hypogea* ،

٣. ٥ إنزيمات تحت المجموعة الخامسة :

Sub class 3.5 Acting on C – N bonds other than peptide bonds

وهي إنزيمات تعمل علـى روابـط C – N ، غيـر الـروابط الببتيدية ، وصنفت إلي أربـع تحـت تحـت مجموعـات sub sub classes ، إضـافة إلـي تحت تحت مجموعة التجهيل وهي :

Sub – sub classes :

3.5.1 In linear amides الأميدات المستقيمة

3.5.2 In cyclic amides الأميدات الحلقية

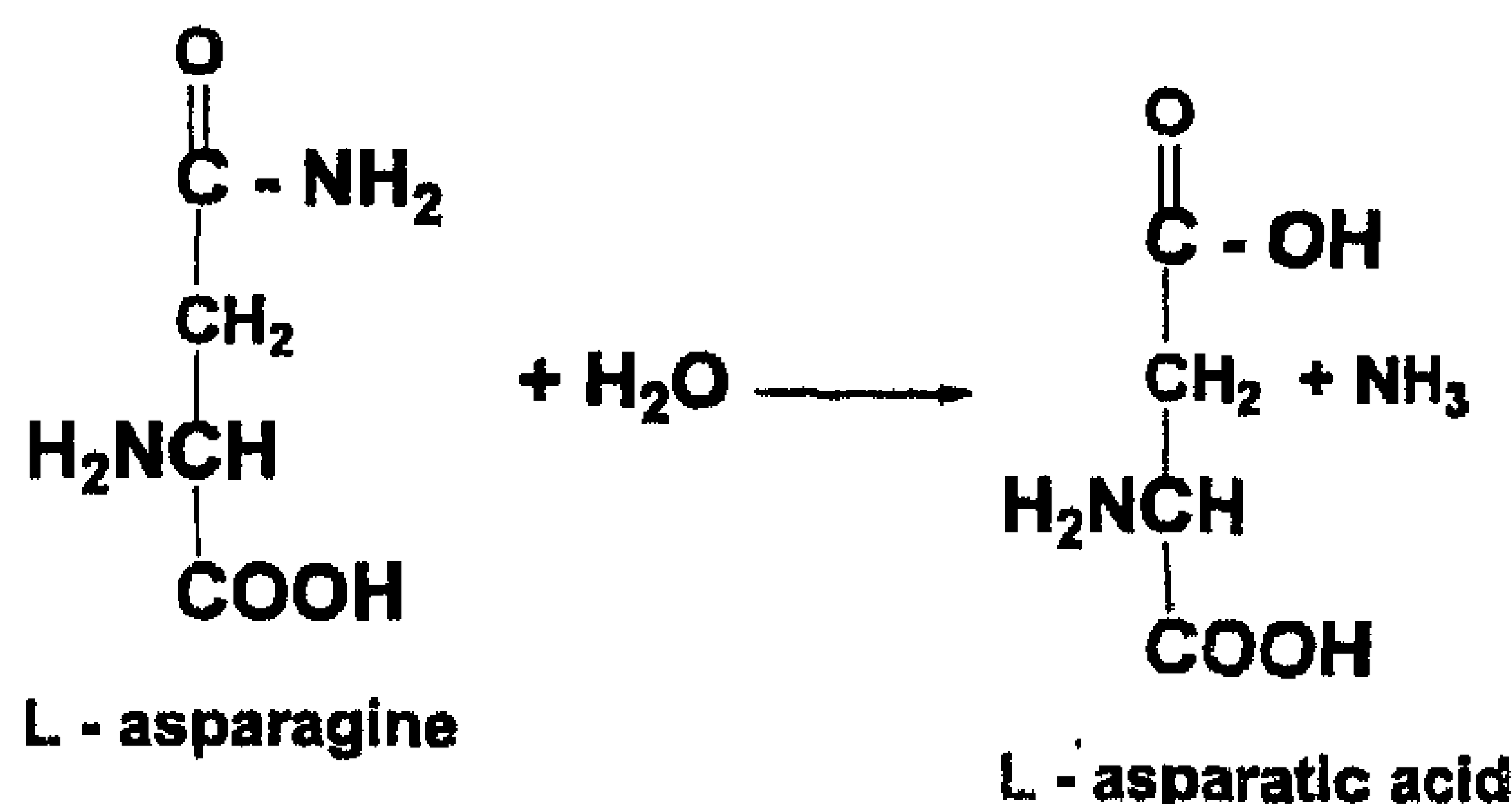
3.5.3 In linear amidines الأميدانيات المستقيمة

3.5.4 In cyclic amidines الأميدانيات الحلقية

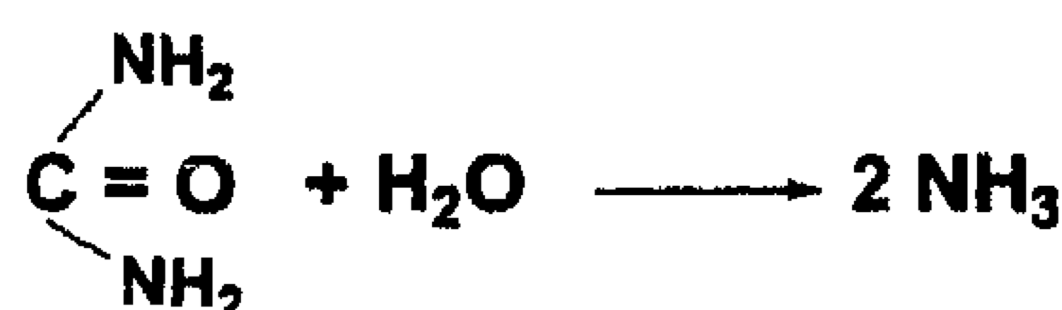
3.5.99 In other compounds المركبات الأخري

ومـن أمثلـة إنزيمـات تحـت المجموعـة الخامسـة ، ذات الأهميـة الفسـيولوجية ، والشـائعة إنـزيم L – asparagine aminohydrolase ، واسـمه الـدارج asparaginase ، ويعمـل علـى التحليـل المـائي للرابطـة الأميديـة ،

لجزئ الأسباراجين (بيتا – أميد حمض الأسبارتيك) ، إلي حمض الأسباراتيك اليساري ، والأمونيا حسب التفاعل :



وإنزيم Urea amidohydrolase ، واسمة الدارج يووريز Urease ، ويحفز تحلل اليوريا :



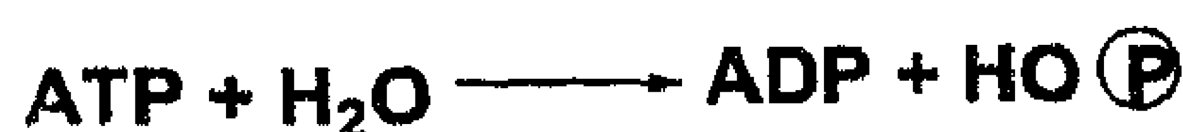
٣. ٦ تحت المجموعة السادسة

Sub class 3.6 Acting on acid - anhydride bonds

وإنزيماتها تعمل على تحليل الروابط الأنهيدريدية الحامضية ، وتضم تحت تحت مجموعة واحدة ، هي البيروفوسفاتيزات

Sub sub class 3.6.1 : In phosphoryl – containing anhydrides

ومن أمثلتها إنزيم ATP phosphohydrolase ، الذي يساعد في تحليل ATP ، مائياً إلي ADP ، وحمض فوسفوريك :



٤. المجموعة الرابعة : إنزيمات الهدم Class 4 . Lyases

ومعظمها إنزيمات قابلة للإنعكاس ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية ، وبين عمليتي البناء والهدم • وتقدم إنزيمات المجموعة ، في عمليات الهدم ، بنزع مجموعة فعالة ، أو أكثر ، من مادة التفاعل ، عن طريق ، خلاف طريق التحليل المائي ، تاركة رابطة زوجية • وفي التفاعل العكسي ،

خلال عمليات البناء، تقوم الإنزيمات بإضافة مجموعة فعالة ، أو أكثر ، إلي مادة التفاعل ، لروابط زوجية ٠

ويعتمد نظام تسمية هذه الإنزيمات على إستخدام إسم مادة التفاعل ، كاملاً ، متبوعاً ببادئة prefix ، تعبر عن نوع التفاعل الهدمي ؛ مثل -Carboxy ، للدلالة عن نزع مجموعة كربوكسيل ، و -amino للتعبير عن نزع مجموعة أمين ، و -hydro ، للدلالة على تفاعلات نزع الماء ٠ وهي الإخرى ، متبوعة بشرطة مستقيمة hyphen ، قبل كلمة lyase ، للتمييز بين إنزيمات هذه المجموعة ، وإنزيمات مجموعة التحليل المائي ٠

وفي حالة البناء ، تستعمل كلمة synthase ، بدلاً من synthetase ، للتأكيد على الإتجاة البنائي للتفاعل ، لا الهدمي ٠ مع الإحتفاظ بالأسماء الدارجة ، أو التي كانت شائعة الإستخدام ، لمثل هذه الإنزيمات ، حتي ولو كانت عكسية الدلالة ٠

وقد قسمت إنزيمات المجموعة الرابعة الهدمية ، إلي خمس تحت مجموعات هي:

٤. ١ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التي تعمل على الرابطة بين ذرتى كربون

Sub class 4.1 : Carbon – Carbon lyases

٤. ٢ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التي تعمل على الرابطة بين الكربون والأكسجين

Sub class 4.2 : Carbon – Oxygen lyases

٤. ٣ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التي تعمل على الرابطة بين الكربون والنتروجين

Sub class 4.3 : Carbon – Nitrogen lyases

٤. ٤ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التي تعمل على الرابطة بين الكربون والكبريت

Sub class 4.4 : Carbon – Sulpher lyases

٤. ٥ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التي تعمل على الرابطة بين الكربون والهاليد

Sub class 4.5 : Carbon – Halide lyases

٤. ١ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التي تعمل على فصل الرابطة بين ذرات الكربون وبعضها البعض .

Sub class 4.1 : Carbon – Carbon lyases

وقد فصلت إنزيمات ، تحت المجموعة ، إلي ثلاث تحت تحت مجموعات هي :

٤. ١. ١ تحت تحت مجموعة إنزيمات فصل مجموعة الكربوكسيل من مادة التفاعل

4.1.1 Sub sub class : Carboxy – layses
4.1.2 Sub sub class : Aldehyde – layses
4.1.3 Sub sub class : Ketoacid – layses

٤. ١. ٣ تحت تحت مجموعة إنزيمات فصل مجموعة الكربوكسيل من مادة التفاعل

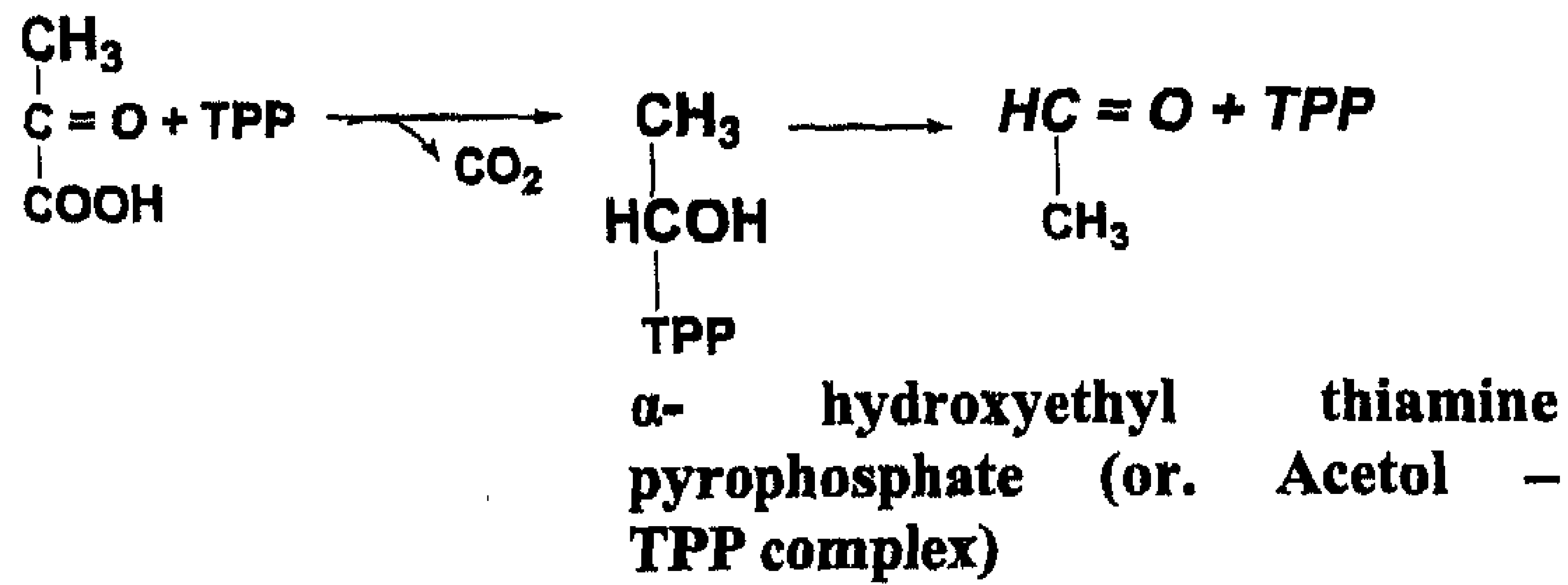
4.1.1 Sub sub class : Carboxy – layses

وفيما يلي بعض الأمثلة الهامة لتحت تحت هذه المجموعة :

وتعرف باسم decarboxylases or Carboxylases :

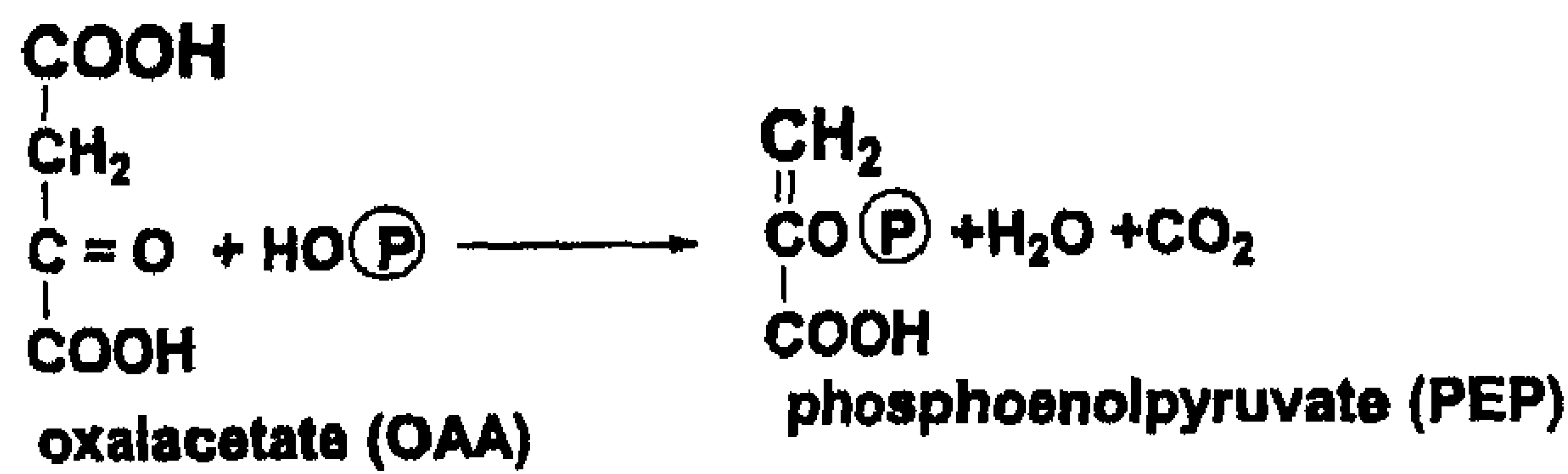
١- ومن أمثلتها إنزيم 2-oxo-acid carboxy-lyase ، واسمه الدارج ، أو الشائع ، pyruvate decarboxylase ، والذي تم فصله ، مبكراً ، من الخميرة ، والمعروف قديماً ، باسم α-carboxylase ، حيث أتخذ الإتجاة العكسي للتفاعل ، أساسا للتقسيم .

ويساعد الإنزيم ، في فصل مجموعة الكربوكسيل ، من البيروفيت ، على صورة ثاني أكسيد الكربون ، في وجود قرين الإنزيم Thiamin pyrophosphate (cocarboxylase) TPP ويتخلف كحول الإيثايل في التخمر الكحولي .

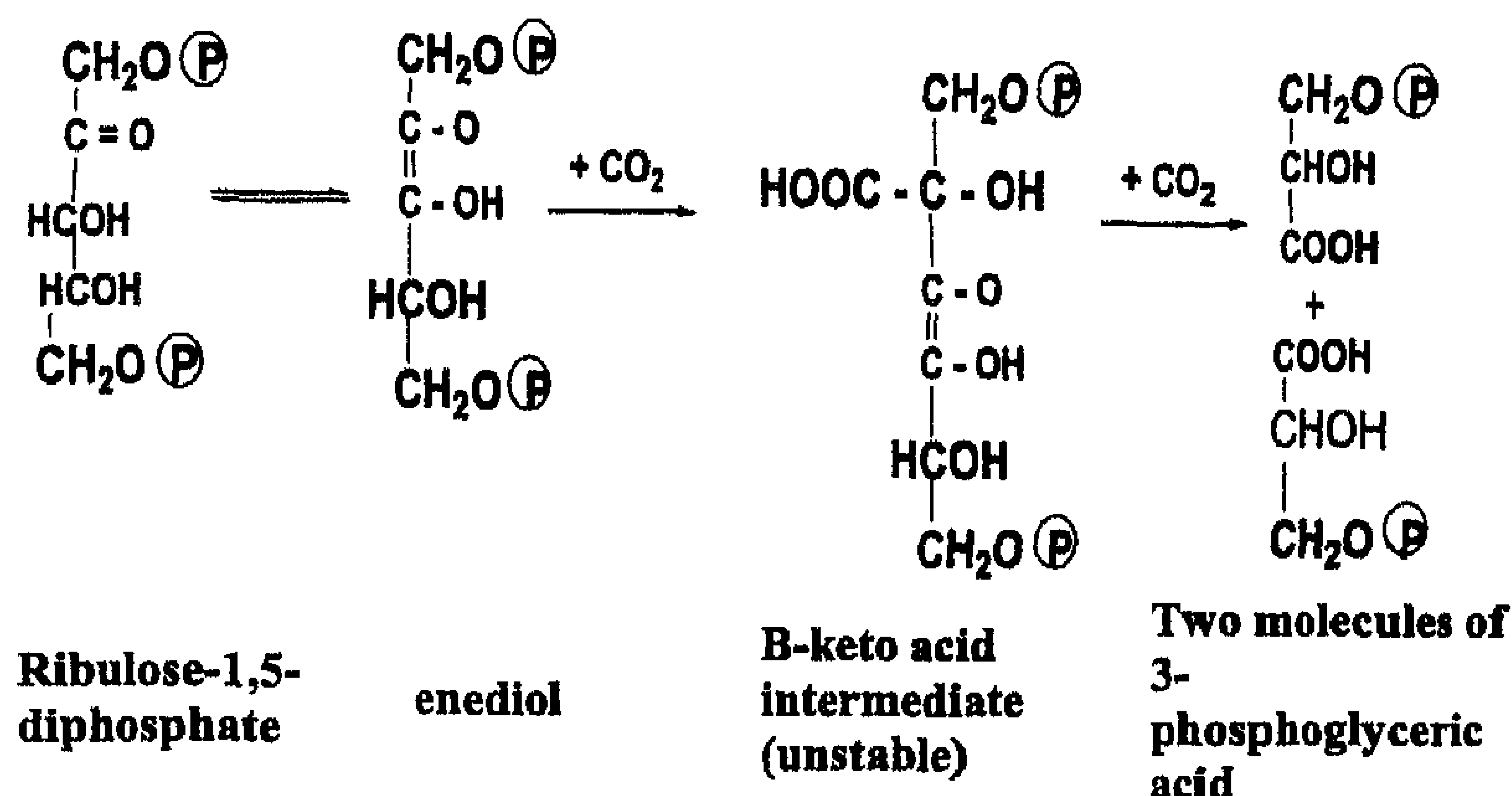


α- hydroxyethyl thiamine pyrophosphate (or. Acetol – TPP complex)

٢- إنـــــزيم Orthophosphate : Oxalactate carboxy-lyase ، وإســـمه الـــدارج ، أو الشـــائع Phosphopyruvate carboxylase ، وهـــو مـــن الإنزيمـــات المفســـفرة phosphorylating enzyme ، التـــي تساعد في فسفرة الأوكسال لخليك ، مـــع فصـــل مجموعـــة الكربوكســـيل ، علـــى صـــورة ثـــاني أكســـيد الكربـــون ، وتخليـــق الفوســـفوإينول بروفيتPEP ٠



٣- إنـــزيم 3-phosphoglycerate carboxy – lyase (dimerizing) . واســـــمه الـــــدارج Ribulosediphosphate carboxylase ، ويساعد الإنزيم في تثبيت ثاني أكســـيد الكربـــون. خـــلال عمليـــة التخليـــق الضوئي ، مع الرايبولـــوز ١ ، ٥ ثنـــائي الفوســـفات Ru 1,5 di (P) فـــي البلاستيدات الخضراء ٠



٤. ١. ٢ تحت تحت مجموعة إنزيمات نزع وفصل الألدهيدات

4.1.2 Sub sub class : Aldehyde – layses

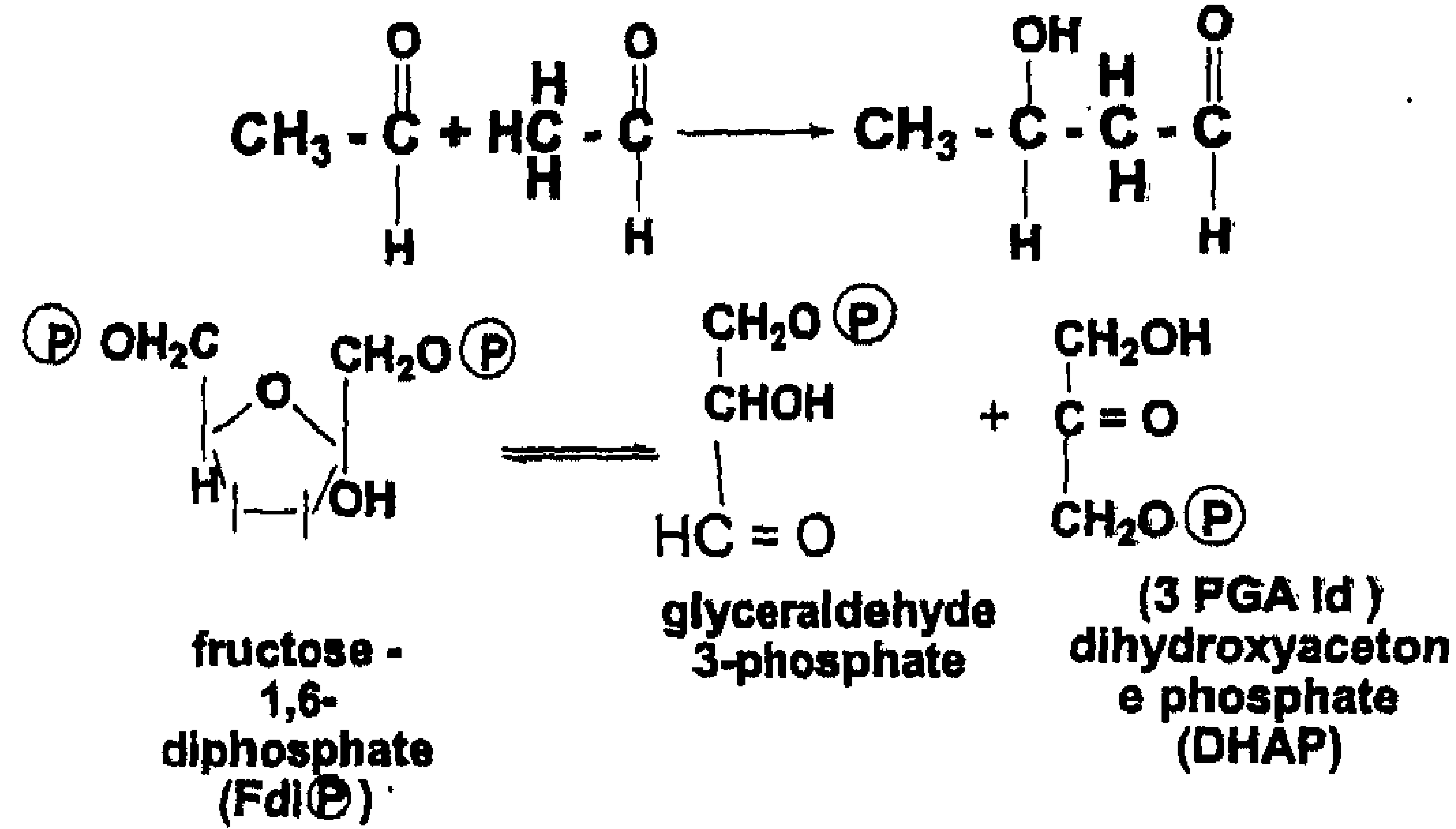
وتعـرف ، قـديماً ، بالألـدوليزات Aldolases ٠ فالألـدوليز Aldolase هو ، كمـا عـرف قـديماً ، إنـزيم التكـاثف الألـدولي aldol condensation ، أو إتجاهه المضاد ، أى نـزع ، أو إضـافة ، ثـلاث ذرات كربـون ، فـى شـكل مركب الدهيدي ، يحتـوي علـى هيـدروجين فـى الوضـع α α-hydrogen (أى ذرة هيدروجين مرتبطة بذرة الكربون المجاورة للكربون الكربونيل) ٠

وتتميز هذه الـذرات بسـهولة إنتقالهـا ، فـى صـورة بروتونـات +H ، ويتخلف عن ذلك ، أنيون كربوني carbon ion ٠

ومـن أمثلتهـا ، ذات الأهميـة الخاصـة ، فـى التحـولات الغذائيـة للكربوهيدرات :-

- إنـزيم الألـدوليز Aldolase ، واسـمه النظـامى F-1,6- diphosphate glyceraldehydes – 3 phosphate – lyase ، والإسـم الشـائع ، أو الـدارج ، لـه هـوAldolase ٠ وهـو مـن الإنزيمـات الناقلـة Transaldolase ٠

- ويساعد الإنزيم في فصل جزئ ثلاثي الكربون ، من جزئ الفركتوز ١ ، ٦ داى فوسفات ، حيث يكون جزئ السكر الثلاثي DHAP والسكر الثلاثي 3PGA · وهو تفاعل قابل للإنعكاس ، يميل تجاه التكثيف · وهو ذو تخصص مطلق ، تجاه DHAP ، وفي حالة التكاثف ، يضاف هيدروجين ألفا ، وباقي الجزئ يضاف إلى كربون الكربونيل ؛ المرتبطة بذرة الكربون المجاورة لكربون الكربونيل ، والسهل التحرر ، على صورة بروتون إلي أوكسجين الكربونيل · وباقي الجزئ يضاف إلى كربون الكربونيل ؛ المرتبطة بذرة الكربون المجاورة لكربون الكربونيل ، والسهل التحرر ، على صورة بروتون ، أى يضاف الأنيون الكربوني النيوكليوفيلي المحب لشحنة موجبة ، إلي كربون الكربونيل الشحيح في الإلكترونات ·



٤ . ١ . ٣ تحت تحت مجموعة نزع ، أو إضافة ، ذرتي كربون :

4.1.3 Sub sub class : Ketoacid – layses

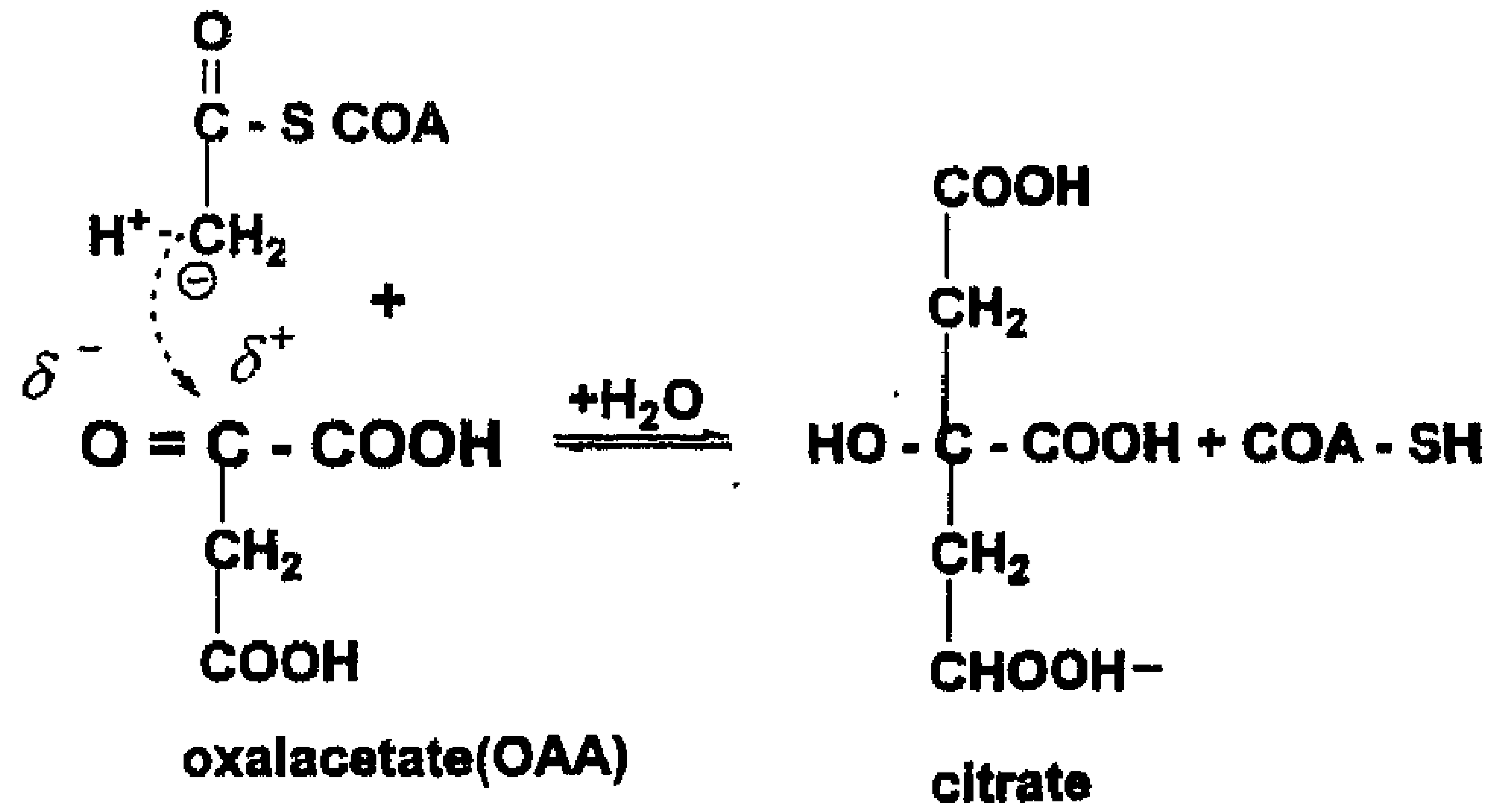
ويتم النزع أو الإضافة في شكل كيتوني ، وبعضها ذات طرز خاصة من الإنزيمات الناقلة ؛ مثل Transketolase ·

وهو إنزيم يحفز نزع مركب ثنائي الكربون ، ونقلة ، إلي مركب آخر · وهو ذات أهمية فسيولوجية في التحولات الغذائية الكربوهيدرات · ومعظمها إنزيمات مختصة بتخليق الأحماض العضوية ثنائية أو ثلاثية

الكربوكسيل ، من وحدات أصغر ، كما في دورات الأحماض ثلاثية الكربوكسيل والجلايكوسيلان ومن أمثلتها :

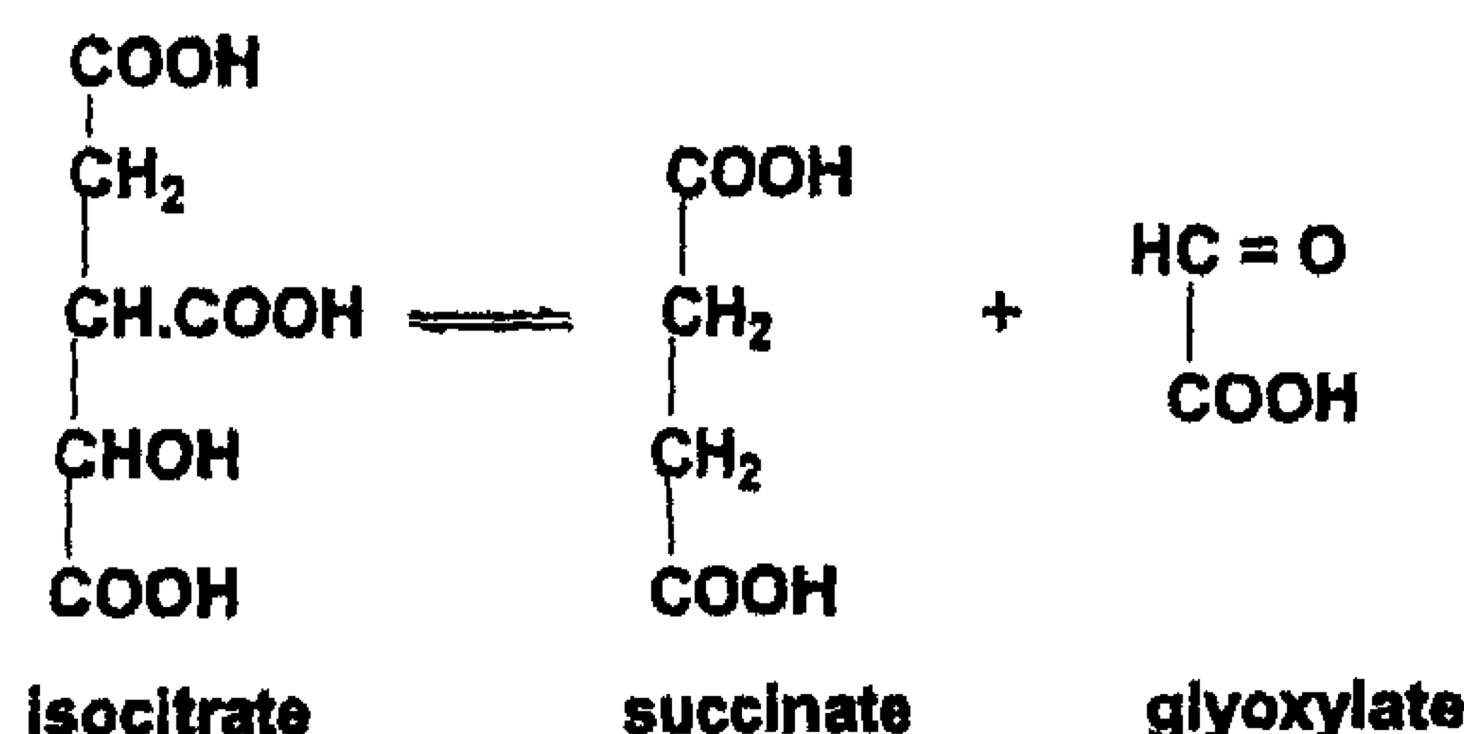
١- إنزيم citrate oxalacetate – lyase (CO-A acetylating) واختصاراً Citrate synthase ، وإسمة الدارج ، أو الشائع ، في السابق Citrate condensing enzyme، •

ويساعد الإنزيم في تخليق حمض الستريك ، في دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل ، وذلك من خلال فقد رابطة إستر كبريتية thiolester ، من Acetyl COA كالآتي :



ويلاحظ أن التفاعل قابل للإنعكاس ، يميل ، بدرجة أكبر تجاه التكثيف ، أو التخليق • وهو ما يلاحظ من إستعمال كلمة synthase ، بدلاً عن synthetase وذلك للتأكيد على الإتجاه البنائي ، لا الهدمي للتفاعل •

٢- إنزيم isocitrate glyoxylate – lyase ، والاسم الدارج هو isocitrate lyase • ويساعد الإنزيم في هدم حمض الأيزوستريت (الستريك المشابه) إلى السكسينيت وجلايوكسيلات ، في دورة الجليوكسيلات • وهي دورة بنائية هامة ، وليست دورة هدم ، وينتشر الإنزيم في البذور الزيتية ، والغنية في المواد الدهنية وخاصة عند إنباتها • والتفاعل قابل للإنعكاس.



٤-٢ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التــى تعمــل علــى الرابطــة بــين الكربــون والأوكسجين

Sub class 4.2 : Carbon – Oxygen lyases

٤ . ٣ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التى تعمــل علــى الرابطــة بــين الكربــون والنتروجين

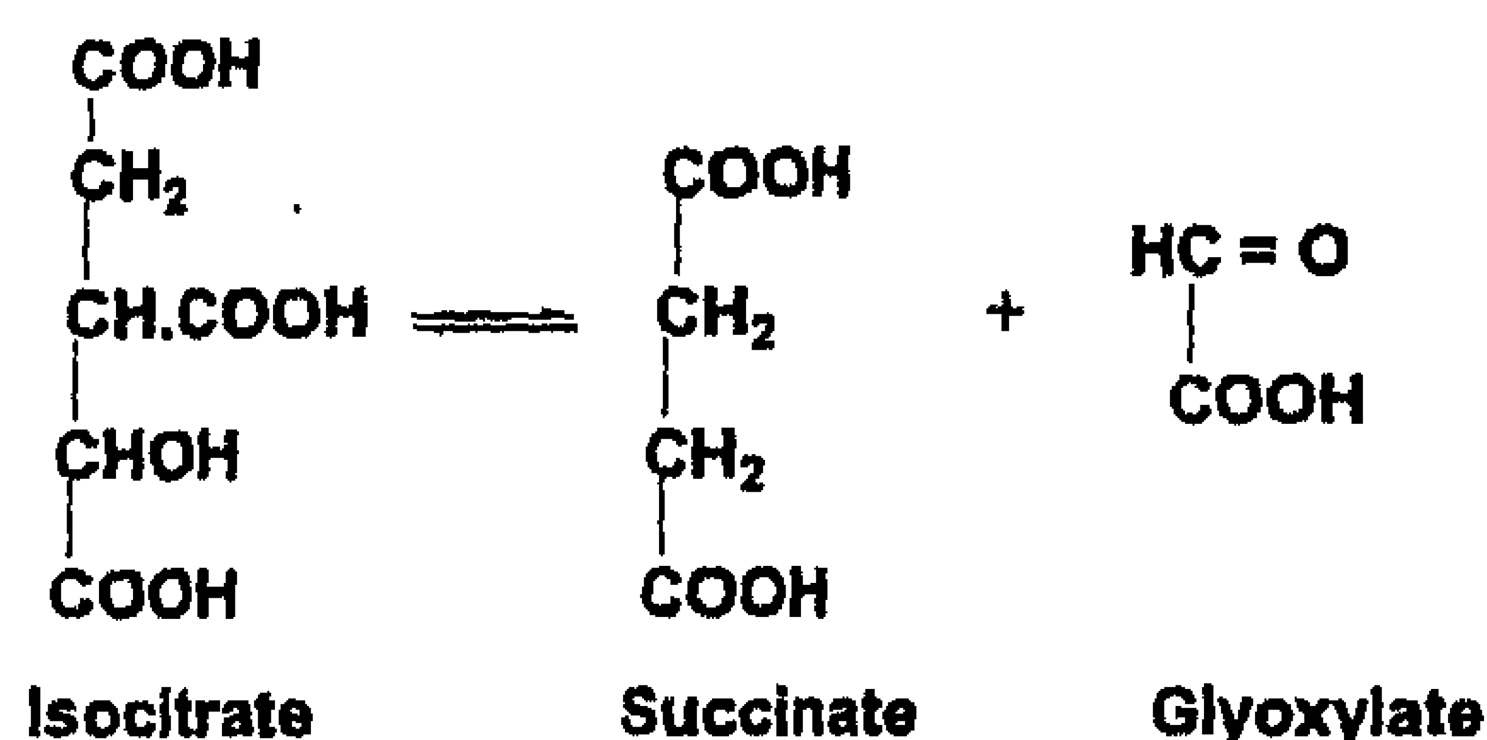
Sub class 4.3 : Carbon – Nitrogen lyases

٤ . ٤ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التى تعمــل علــى الرابطــة بــين الكربــون والكبريت

Sub class 4.4 : Carbon – Sulpher lyases

٤ . ٥ تحت مجموعة إنزيمات الهدم ، التى تعمــل علــى الرابطــة بــين الكربــون والهاليد

Sub class 4.5 : Carbon – Halie lyases



٤-٢ تحت المجموعة الثانية

4.2 Sub class : Carbon – Oxygen lyases

إنزيمــات فصــل الــروابط الكربوأوكســيجينية C-O-lyases ، ومعظــم تفاعلاتها قابلة للإنعكاس ؛ حيث تقوم معظم هــذه الإنزيمــات بنــزع جــزئ ، مــاء

أو إضافته ، لمادة التفاعل ، في عمليات الهدم والبناء على الترتيب • وتصنف تحت المجموعة ، إلى تحت تحت مجموعتين هما :

٤-٢-١ إنزيمات نزع الماء

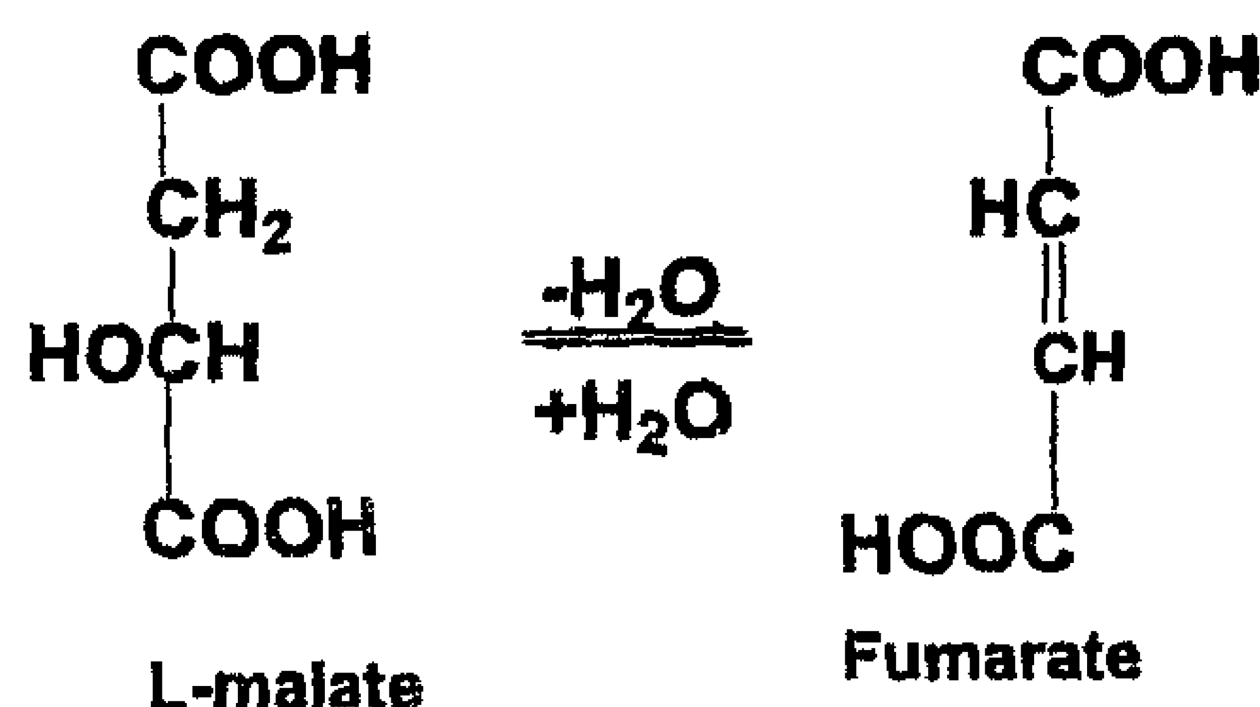
4.2.1 Sub-Sub class : Hydro-lyases

٤-٢-٢ إنزيمات نزع الروابط الكربوأوكسجينية الأخري

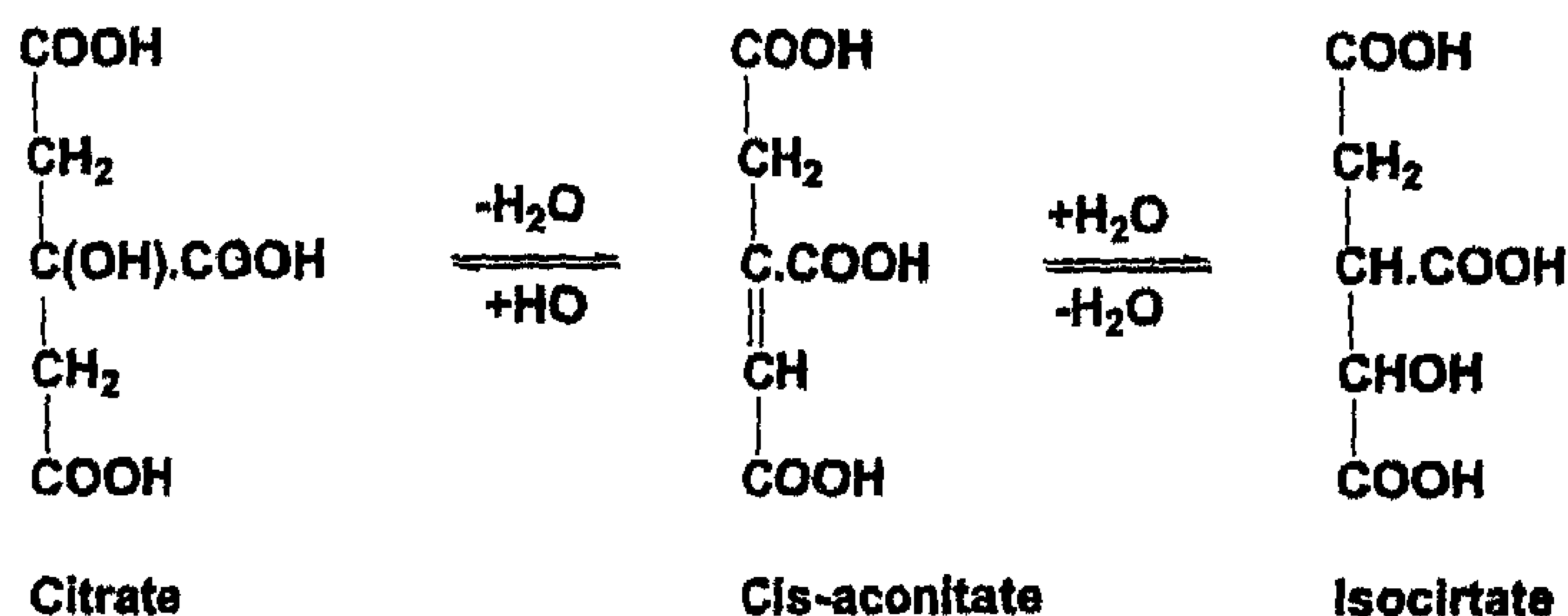
4.2.2 Sub-Sub class : Other carbon – Oxygen –lyases

ويطلق على إنزيمات نزع الماء Hydro – lyases ، في الأسماء الدارجة ، أو الشائعة ، لفظة dehydratase ، ولا يستخدم لفظةdehydrase .

وطبقاً لحالات ميل الإتزان ، في التفاعل ، تعتمد التسمية ؛ فإذا كان الإتزان يميل تجاه البناء تستخدم كلمة hydratase لإنزيم إضافة الماء ، مثل إنزيم L-malate hydro – lyase ، واسمه الدارج Fumarate hydratase ، وهو يساعد في إضافة الماء للفيوماريت ، ولا يستخدم الإسم القديم Fumarase ، الذي يوحي بأن الإنزيم إنزيم تحليل مائي ، أي فقد جزئ ماء من الفيوماريت .



ومن أمثلة الإنزيمات ، الهامة ، في تحت تحت هذه المجموعة ، أيضاً ، إنزيم Citrate : isocitrate hydro-lyase • وإسمه الدارج ، أو الشائع ، aconitase hydratase ، وإسمة القديم aconitase • ويساعد ، في دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل ، في تحويل حمض الستريك إلي أيزوستريك ، عن طريق حمض الأكونيتيك ، بخروج جزئ ماء من الأول ، وتكوين الأكونيتيك ، ثم دخول جزئ الماء ، مرة أخري ، مع إعادة ترتيب الذرات داخل الجزئ ، وتكون الستريك المشابه :



٤-٣ تحت المجموعة الثالثة :

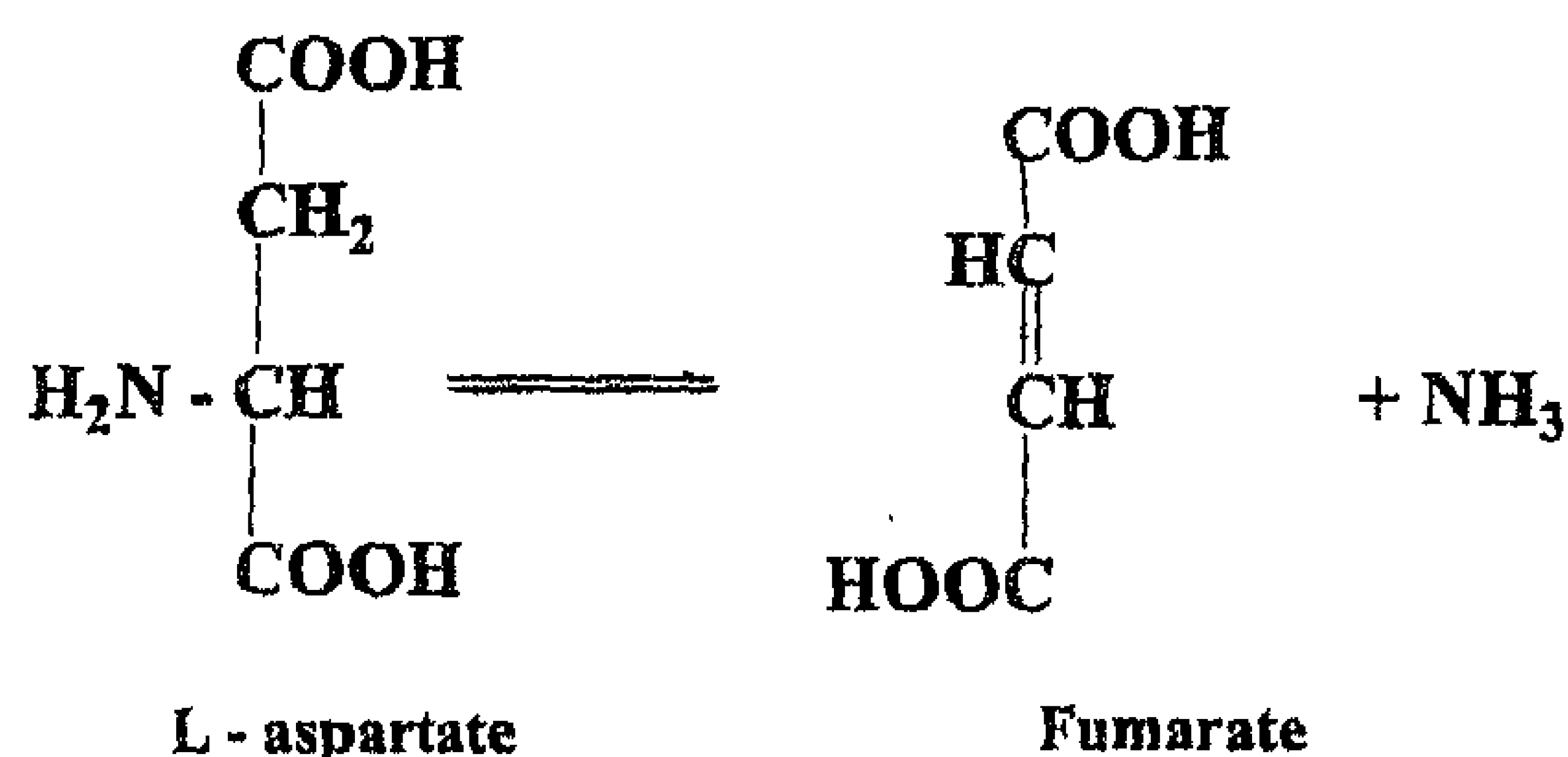
4.3 Sub class : Carbon – Nitrogen lyases

إنزيمات فصل الروابط الكربونتروجينية (C – N lyases) ، ومعظم تفاعلاتها قابلة للإنعكاس ، وتصنف تحت المجموعة إلي تحت تحت مجموعتين ، طبقاً للمجموعة المفصولة ، وهما :

4.3.1. Ammonia-lyases — **٤. ٣. ١. فصل مجموعة الأمونيا**

4.3.2. Amidine-lyases — **٤. ٣. ٢. فصل مجموعة الأميدين**

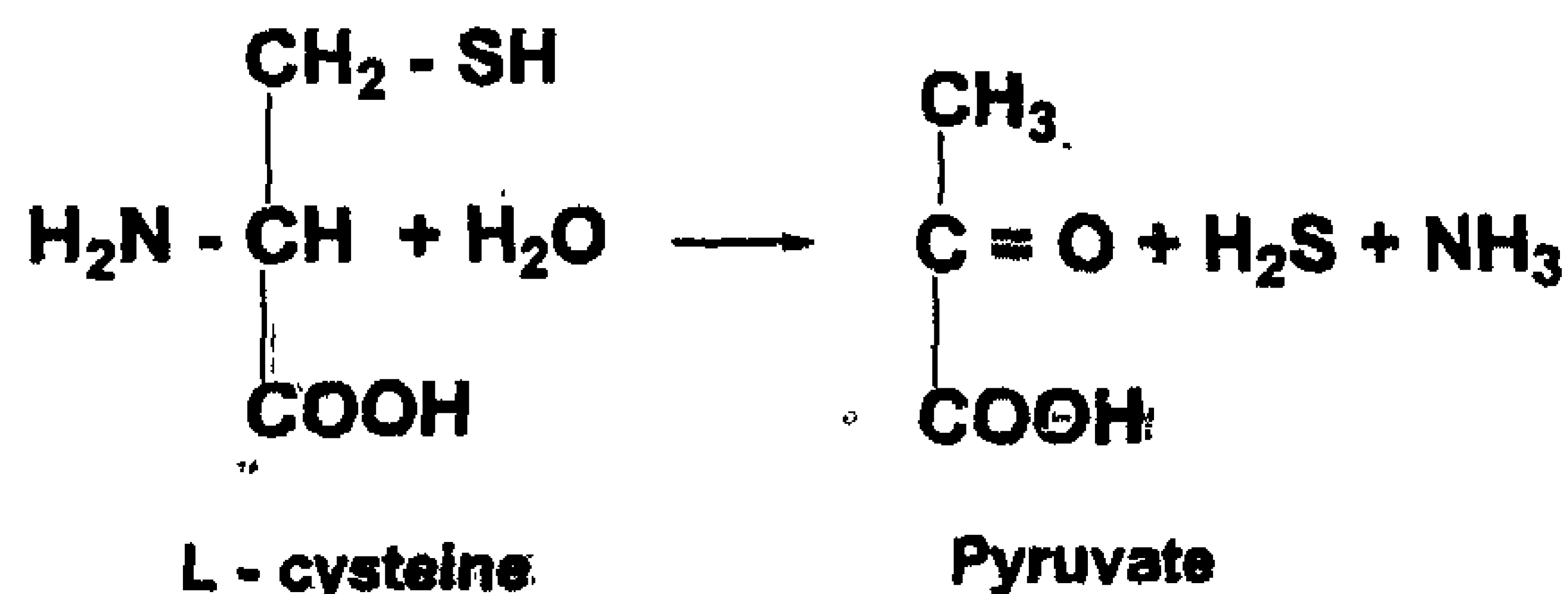
وتحت تحت المجموعة الأولي هي الأكثر إنتشاراً ، وأهمية فسيولوجية ، في التحولات الغذائية للبروتينات ، وتقوم إنزيمات تحت المجموعة بنزع أو إضافة مجموعة أمونيا (نتروجين غير عضوي) في الوضع ألفا ، لمادة التفاعل ، في تفاعلات هدم الأحماض الأمينية ، وبناء الأحماض العضوية الغير مشبعة المقابلة لها ، على الترتيب ، ومن أمثلتها إنزيم L-aspartate ammonia-lyases ، والإسم الشائع aspartase :



٤-٤ تحت المجموعة الرابعة

4.4 Sub class : Carbon – Sulphur lyases

وهي إنزيمات الهدم المختصة بمساعدة فك الروابط الكربوكبريتية C – S lyases في مواد التفاعل • ومن أمثلتها إنزيم L-cysteine hydrogen sulphide – lyase(deaminating) • واسمه الشائع ، أو الدارج Cysteine desulphhydrase، وهو إنزيم يساعد في هدم حمض السستيئين Cysteine ، في وجود القرين الإنزيمي Pyridoxal phosphate. ، بنزع مجموعة الأمين ، وفي نفس الوقت ، فك الرابطة الكبريتية ؛ أى نزع مجموعة السلفوهيدريل (كبريتيد الهيدروجين H_2S) كما يوضحه التفاعل الآتي :



المجموعة الخامسة :

Class 5 : Isomerases إنزيمات التشابه

وهي إنزيمات تساعد في تحويل مواد التفاعل إلي صورتها المشابهة • مثل تحويل الكيتونات إلي ألدهيدات ، أو تحويل مادة التفاعل من الصورة cis إلي الصورة trans • أى أنها إنزيمات تساعد في إعادة ترتيب الذرات داخل الجزئ نفسة ، أو نقلها من موضع لآخر ، على نفس الجزئ • على أن يشار إلي نوع التحول ، في تسمية الإنزيمات • وهو الأساس الذي إعتمد علية تصنيف هذه المجموعة • ومعظم إنزيمات هذه المجموعة إنزيمات قابلة للإنعكاس • وتتشابه الأسماء النظامية فيها ، مع الأسماء الدارجة ، أو الشائعة • وتصنف هذه المجموعة إلي خمس تحت مجموعات هي :

٥-١ إنزيمات تغّير الوضع الفراغي لمجموعات جزئ مادة التفاعل ؛ أى في الشكل الفراغي •

5.1) Sup class : Racemases and epimerases configuration .

٥-٢ إنزيمات تساعد في تحول شبيهين هندسيين ٠

5.2) Sup class : Cis – trans isomerases

٥-٣ إنزيمات تأكسد وإختزال داخل الجزئ ٠

5.3) Sup class : Intra molecular oxidoreductases

٥-٤ إنزيمات نقل مجموعة داخل الجزئ نفسة ، وتعرف بالـ mutases

5.4) Sup class : Intra molecular transferases (mutases)

٥-٥ إنزيمات بين جزيئية

5.5) Sup class : Intra molecular lyases

٥-١ تحت مجموعة إنزيمات التشابه الأولي (الراسميزات والأبيميريزات)

5.1) Sup class : Racemases and epimerases

والراسيمات هي إنزيمات تساعد في تغيير وضع مجموعة غير متماثلة asymmetric group بين شبيهين مرآويين Optical isomers ، لجزئ مادة تفاعل ٠ أما الإبيميزات فتساعد بطريقة مشابهة للراسيمات ، إلا أنها تعمل على أكثر من مركز عدم تماثل بجزئ مادة التفاعل ؛ أي على مجموعات غير متماثلة لجزئ مادة التفاعل ، على أن يشار إلي رقم ذرة الكربون لموضع الإنقلاب نتيجة عملها ٠

وتصنف تحت المجموعة إلي ثلاث تحت تحت مجموعات sub sub classes ، طبقاً للمجموعة العاملة عليها ، على شبيهات مادة التفاعل هي :

5.1.1 : Acting on aminoacids and derivatives .

٥. ١. ١ تعمل على مشابهات مرآوية للأحماض الأمينية ومشتقاتها

5.1.2 : Acting on hydroxyacids and derivatives .

٥. ١. ٢ تعمل على المشابهات المرآوية للأحماض الهيدروكسيلية ومشتقاتها

5.1.3 : Acting on carbohydrates and derivatives .

٥. ١. ٣ تعمل على المشابهات المرآوية الكربوهيدرات ومشتقاتها

ومن أمثلتها :

١- إنزيم Lactate racemase ٠ ويساعد في تحويل الصورة اليسارية لحمض اللاكتيك ، إلي الصورة اليمينية ، أو العكس ٠

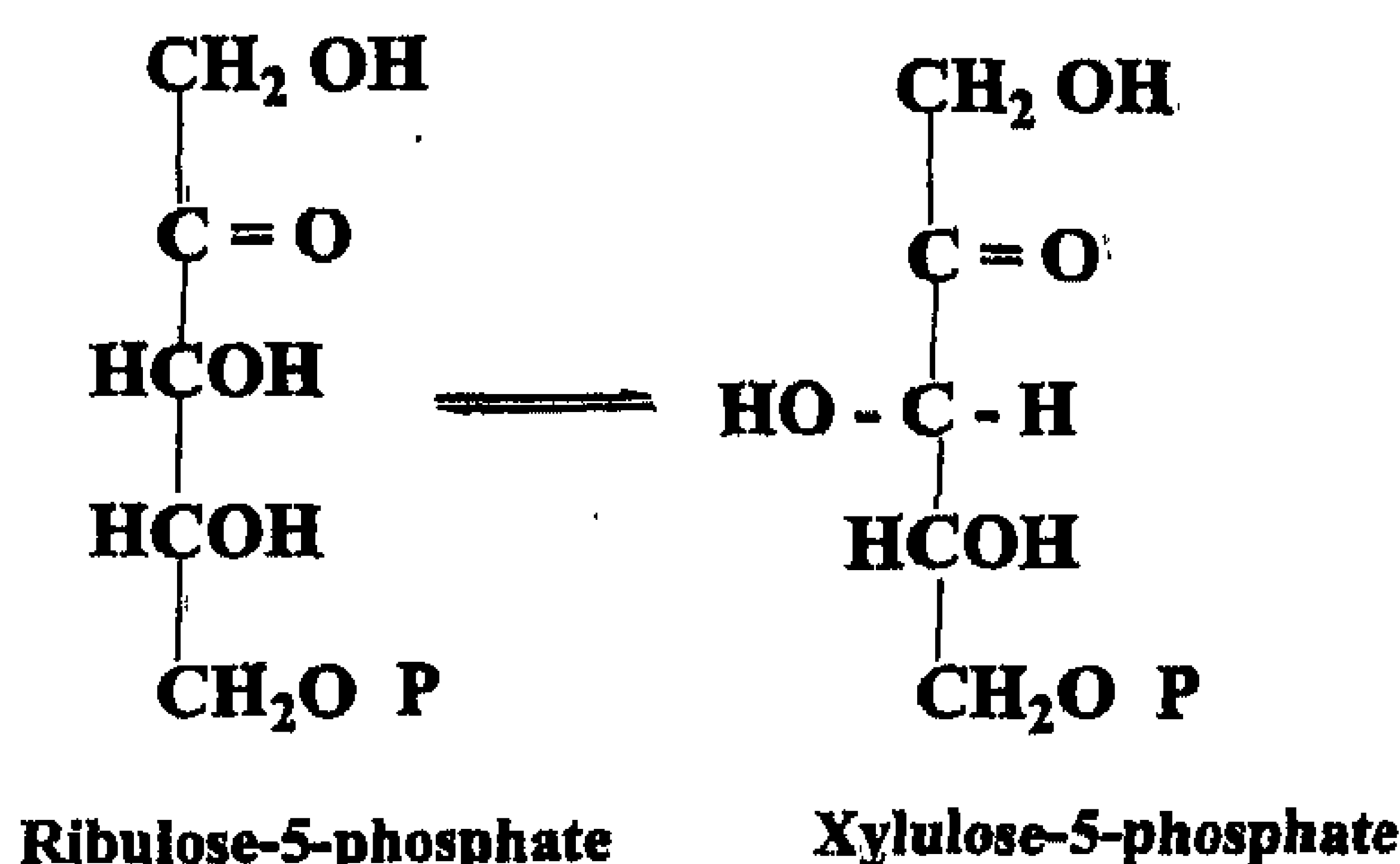


٢- إنـــزيم Alanine racemase • ويســـاعد فـــي تحويـــل الصـــورة اليســـارية للحمض الأميني الآنين إلي الصورة اليمينية ، أو العكس •



٣- إنـــزيم ribulose – 5 – phosphate 3-epimerase . ويســـاعد فـــي تحويل السكر الكيتوني ريبيولـــوز ٥ فوســـفات (يحتـــوي علـــى أكثـــر مـــن مركز عديم التماثل) إلي زيليولـــوز ٥ فوســـفات ، لتغيـــر وضـــع مجموعـــة الهيدروكسيل ، عنـــد ذرة كربـــون٣ ، المجـــاورة لمجموعـــة الكربوكســـيل ، من اليمين إلي اليسار ، و العكس• كما يوضحه التفاعل :

ribulose-5-phosphate 3-epimerase



٥ . ٢. تحت المجموعة الثانية : إنزيمات (الأشباه الهندسية cis - trans)

Sub class 5.2. Cis – trans isomerases

وتساعد في تحويل المجاميع الفعالة المتشـــابهة مـــن اليمـــين إلـــي اليســـار ، أو العكس ؛ أى من الصورة cis إلي الصـــورة تـــرانس trans ، والعكـــس ، علـــى المشابهات الهندسية لمادة التفاعل المحتويـــة علـــى رابطـــة زوجيـــة ، ومجمـــوعتين متشابهتين • وينتج عن ذلك ، تغيـــر الشـــكل الهندســـي ، حـــول رابطـــة زوجيـــة ، ومـــن أمثلتهـــا إنـــزيم malate cis – trans isomerase ، وإختصـــاراً malate isomerase • ويساعد في تحويـــل الماليـــت إلـــي شـــبيهه الهندســـي (فيوماريـــت) حسب التفاعل الآتي :



ويلاحظ وجود مجموعتين كربوكسيل ، متشابهتين ، في الجزئ ، ورابطة مزدوجة • وأن الصورة cis يوجد فيها المجموعتين على نفس الإتجاه ؛ وهو معني اللفظة في اللغة اللاتينية • بينما الصورة Trans ، في الفيوماريت ، يوجد فيها المجموعتين المتشابهتين على جانبين مختلفين ؛ وهو معني اللفظة باللغة اللاتينية ، والتي تعني بالعرض across .

٥. ٣. تحت المجموعة الثالثة

Sub class 5.3. : Intra molecular oxidoreductases

وإنزيمات تحت المجموعة هى إنزيمات أكسدة وإختزال ، داخل الجزئ ؛ أى تساعد فى تأكسد إحدى مجموعات جزئ مادة التفاعل ، وإختزال ، فى نفس الوقت ، مجموعة أخري مجاورة فى ذات الجزئ نفسة • وتقسم تحت المجموعة إلي ثلاث تحت تحت مجموعات ، تبعاً لنوع المجموعة داخل جزئ مادة التفاعل وهي :

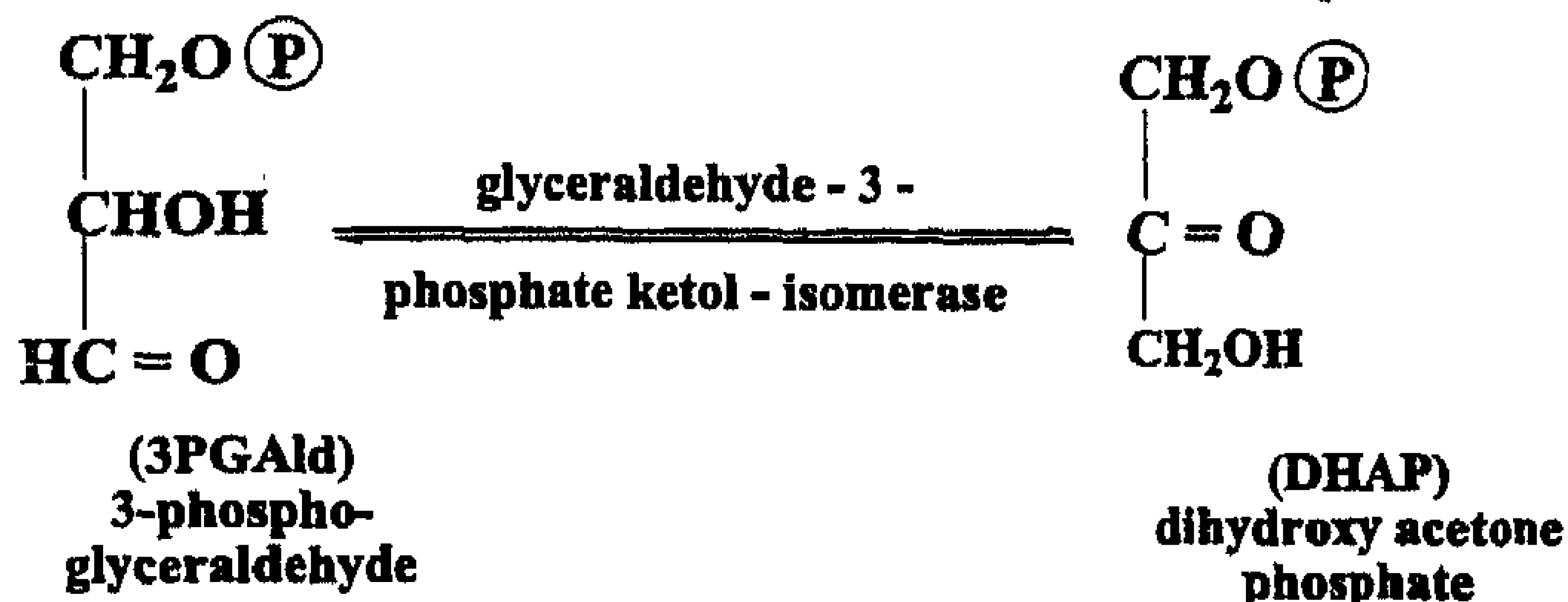
5-3-1 Sub sub class : Interconverting aldoses and ketoses
5-3-2 Sub sub class: Interconverting keto and enol groups
5-3-3 Sub sub class : Transposing C = C bonds

ولعل أهمها ، وأكثرها إنتشاراً ، في التحولات الغذائية ، تحت تحت المجموعة الأولي ، والتي فيها يتم تحويل الألدوزات إلي كيتوزات والعكس • حيث تتأكسد مجموعة كحولية في الألدهيدات ، وتحويلها إلي كيتوزات ، وإختزال مجموعة الكربونيل C = O ، وتحويلها إلي ألدهيدات

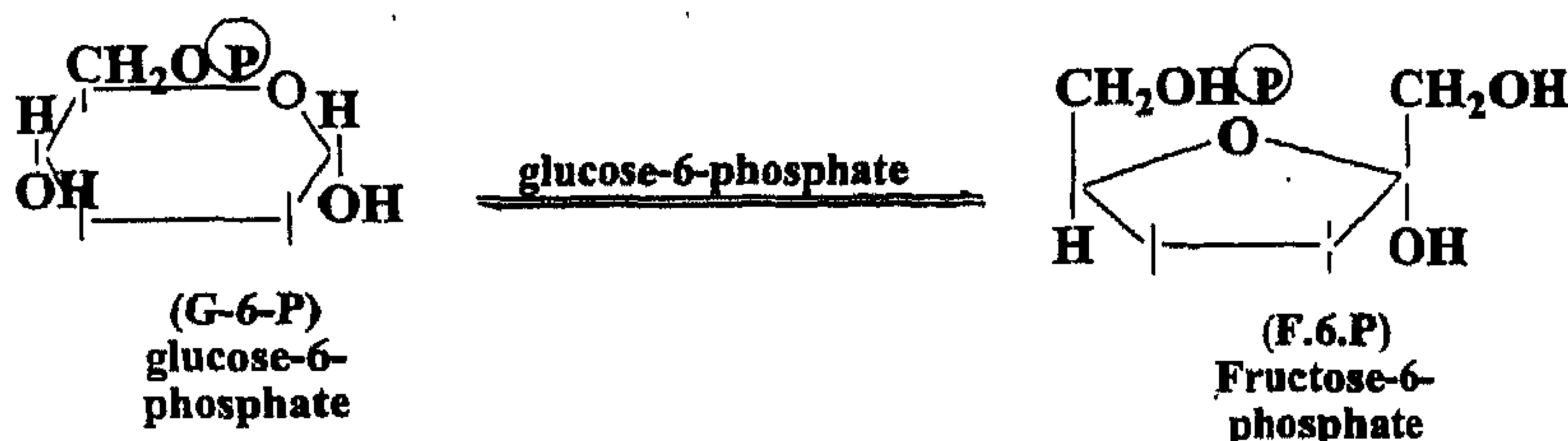


ومن أمثلتها ، الشهيرة ، في التحولات الغذائية للكربوهيدرات :

١- إنـزيم glyceraldehyde – 3 – phosphate keto – isomerase ، واختصـاراً (Triosphosphate isomerase) ، ويسـاعد فـي تحويـل 3PGA1d إلي DHAP ، والعكس كما يوضحة التفاعل الآتي :



٢- إنـزيم glucose - 6 – phosphate keto – isomerase ، وإختصـاراً (glucose phosphate isomerase) ، ويسـاعد فـي تحويـل الجلوكـوز ٦ فوسفات إلي فركتوز ٦ فوسـفات ، والعكـس ، كمـا يوضـحة التفاعـل الآتي :



٥ . ٤. تحت المجموعة الرابعة :

Sub class 5.4. Intramolecular transferases :

وهى تحت مجموعة إنزيمات التشابه ، التي تسـاعد فـي نقـل مجموعـات مـن ذرة إلـي أخـرى ، داخـل جـزئ مـادة التفاعـل ، وتعـرف بـالميوتوزات mutases ، ويجب التفرقة بينهـا ، أى بـين إنزيمـات تحـت هـذه المجموعـة ، وبين إنزيمـات النقـل Transferase ، مثـل phosphomutase ، التـي تسـاعد في إنتقال مجموعات الفوسـفات ، مـن جـزئ لآخـر ، وتتطلـب وجـود ثنـائي فوسفات مادة التفاعل .

وتقسم تحت المجموعة ، حسب تخصصها ، من حيث نوع المجموعة التي تنقلها ، داخل ذات الجزئ ، إلي ثلاث تحت تحت مجموعات sub sub classes ، بما فيها تحت تحت مجموعة التجاهل 99 ، وهى :

٥ . ٤ . ١ إنزيمات ناقلة لمجموعة أسيل

5.4.1 Transferring acyl group

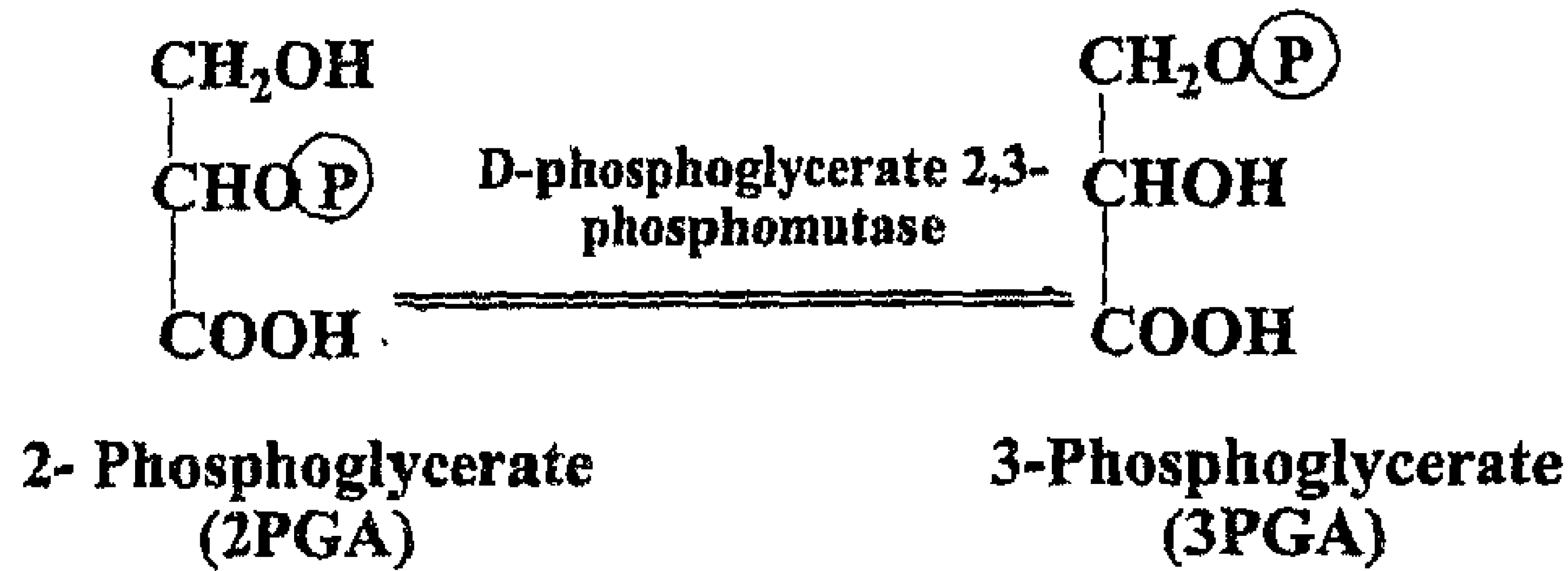
٥ . ٤ . ٢ إنزيمات ناقلة لمجموعة فوسفات

5.4.2 Transferring phosphoryl group

٥ . ٤ . ٩٩ إنزيمات ناقلة لمجموعات أخرى

5.4.99 Transferring other groups

ولعل أكثر إنزيمات تحت المجموعة الرابعة شيوعاً في التحولات الغذائية للكربوهيدرات ، إنزيم 3 – 2 – D – phosphoglycerate phosphomutase ، وهو إنزيم تشابة تابع لتحت تحت المجموعة الناقلة لمجموعة فوسفات Transferring phosphoryl group علي نفس أو ذات جزئ مادة التفاعل ، ويساعد الإنزيم في نقل مجموعة الفوسفات من ذرة كربون رقم ٣ في جزئ 3PGA إلي ذرة كربون رقم ٢ في ذات الجزئ ، ويتحول بذلك إلي 2PGA ، والتفاعل قابل للإنعكاس حسب :



المجموعة السادسة

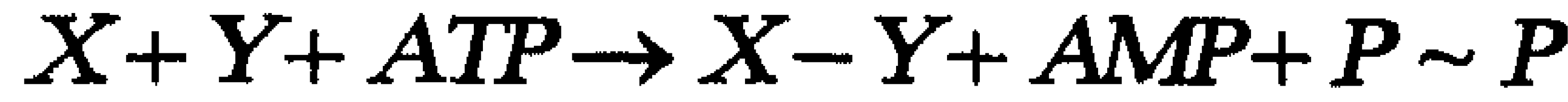
إنزيمات البناء أو التخليق بالطاقة

Class 6 : Ligases or synthetases

وهي إنزيمات تساعد في إنشاء رابطة بين جزيئين ، بالإستعانة بالطاقة المنطلقة من تحلل جزيئات غنية بالطاقة ، مثل جزئ ATP ،

ومركبات الطاقة الشبيهة • وتعتمد نظام تسميتها النظامية على الناتج ، وليس مادة التفاعل • وذلك علي النمط الآتي :

X-Y ligase(~P) • حيث X , Y هي الجزيئان اللازمان لحدوث الإرتباط بينهما • ويوضع بين القوسين ، ناتج تحلل الجزئ الغني بالطاقة ، فإذا كان P~ هي AMP ، دل ذلك على أن الجزئ الغني بالطاقة المستخدم هو ATP ، وأن الطاقة المستخدمة في الربط بين X , Y هو جزئ بيروفوسفات P ~P (pyrophosphate) ناتج تحلل وهدم ATP ؛ أى أن التفاعل يكون علي النحو الآتي :



$$X + Y + ATP \rightarrow X - Y + AMP + P \sim P$$

أما الأسماء الدارجة ، أو الشائعة ، لإنزيمات هذه المجموعة ، فهي تعتمد علي نوع الناتج ، على خلاف المجموعات السابقة ، والتي كانت أسماءها الدارجة تعتمد علي مادة التفاعل ، وتكون علي النمط X – Y synthetase • حيث X – Y المادة الناتجة ، عن ربط جزئ X مع جزئ Y ، إلا إذا كانت المادة Y ثاني أكسيد الكربون ، فيكون الإسم الدارج X – carboxylase .

٦- إنزيمات البناء أو التخليق 6- Lygases enzymes

وتصنف هذه المجموعة حسب نوع الرابطة المخلقة ، إلي أربعة تحت مجموعات هي :

٦. ١ تحت مجموعة إنزيمات الربط بين C-O . Sub class 6.1 : Forming C-O bonds

٦. ٢ تحت مجموعة إنزيمات الربط بين C-S . Sub class 6.2 : Forming C-S bonds

٦. ٣ تحت مجموعة إنزيمات الربط بين C-N . Sub class 6.3 : Forming C-N bonds

٦. ٤ تحت مجموعة إنزيمات الربط بين C-C . Sub class 6.4 : Forming C-C bonds

وفيما يلي أمثلة لبعض إنزيمات المجموعة السادسة

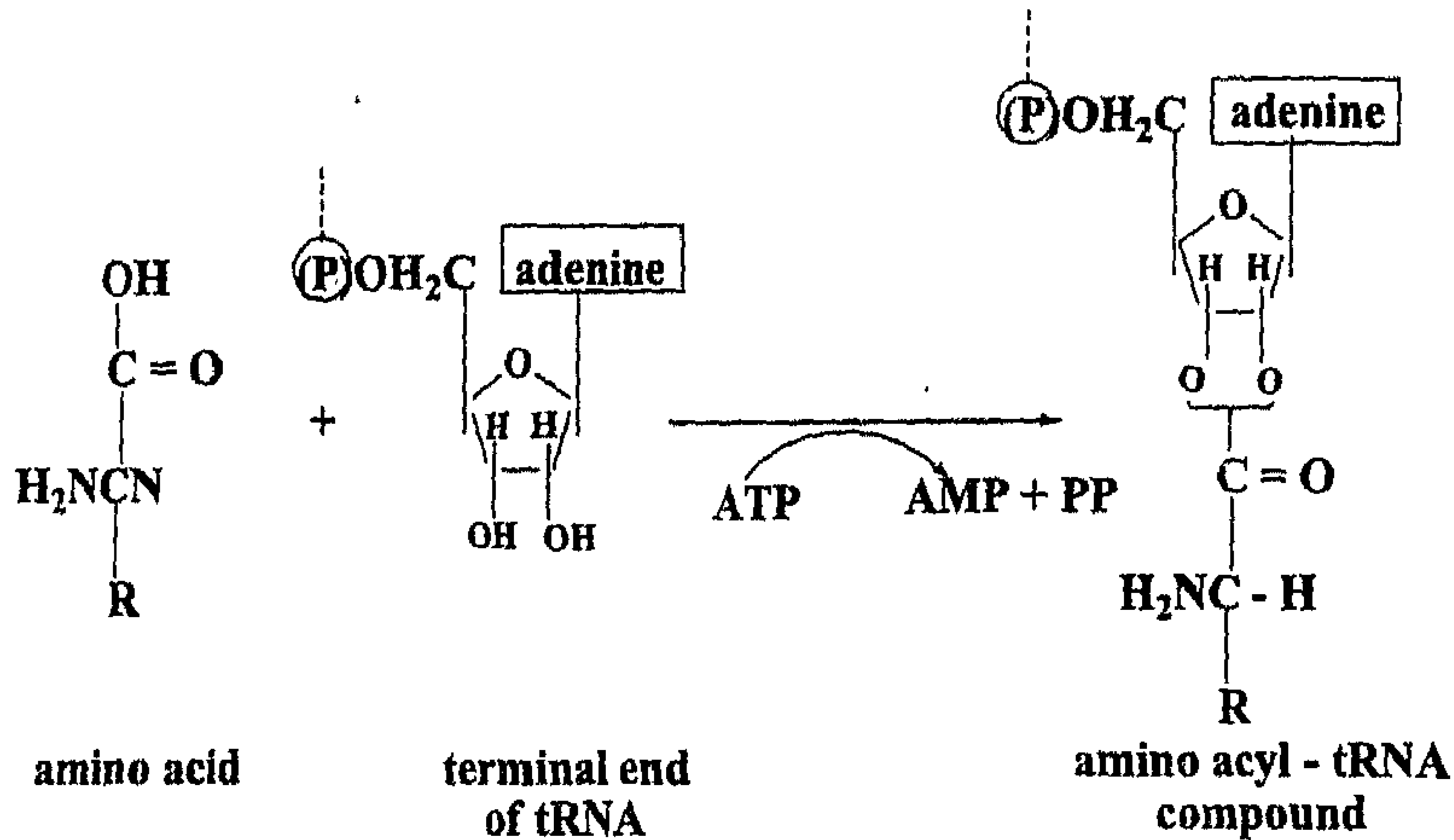
٦. ١ إنزيمات تحت مجموعة إنزيمات الربط بروابط كربوأوكسيجينية (C – O bonds)

Sub class 6.1 : Forming C-O bonds

وتصنف إلي تحت تحت مجموعة واحدة هي :

6.1.1 Amino – acid – RNA ligases

وهي تضم إنزيمات تساعد في ربط المجموعة الكربوكسيلية لحمض أميني ، مع مجموعة هيدروكسيل طرفية للريبوز أدينين terminal adenylate للحمض النووي الريبوزي الناقل tRNA ، وتكوين رابطة إسترية ، وهي المرحلة الأولي الهامة في التحولات الغذائية ، لتخليق البروتين • ويحتاج الإنزيم إلي قرين الإنزيم ATP لإتمام التفاعل على النحو الآتي :



والتفاعل غير قابل للإنعكاس ؛ لفقر المركب الناتج فى الطاقة •

٦-٢ إنزيمات تحت مجموعة إنزيمات الربط بروابط كربوكبريتية (C – S bonds)

6.2 Sub class: Forming C-S bonds

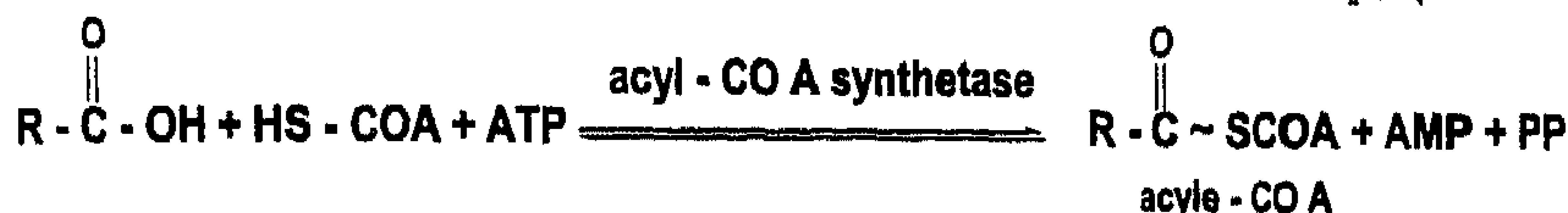
وتصنف إلي تحت تحت مجموعة واحدة هي :

6.2.1. Acid thiol ligases

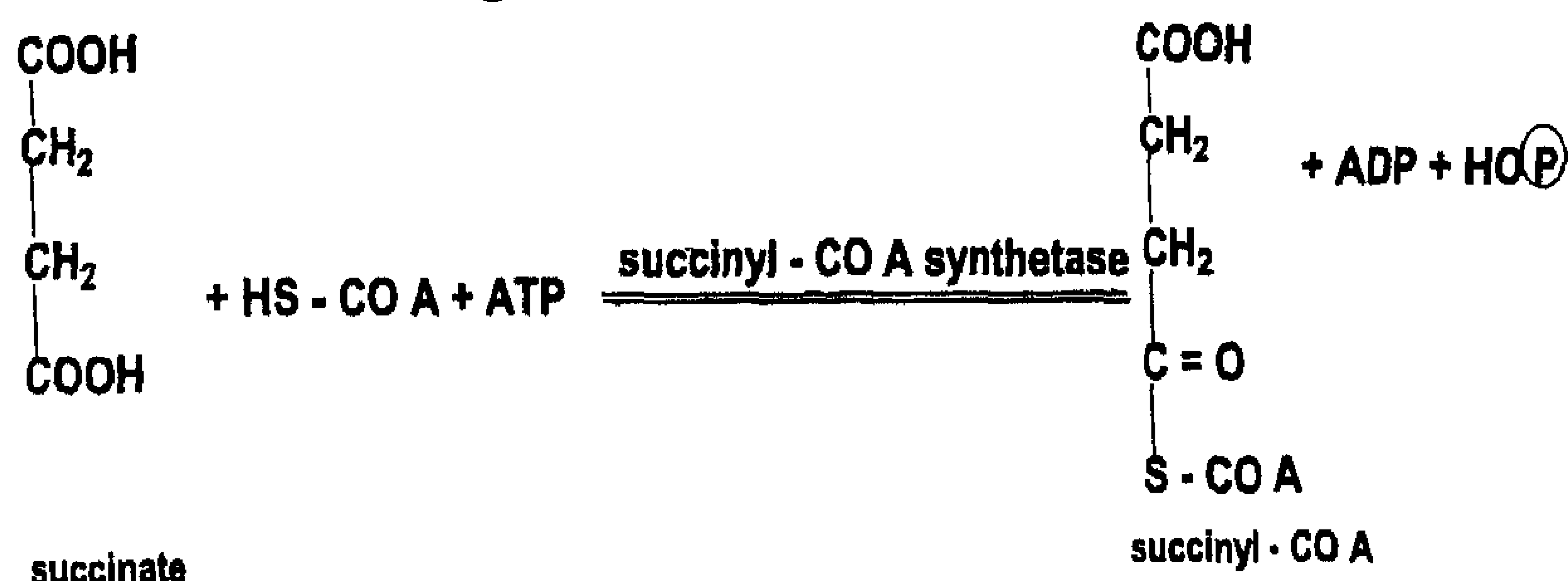
و تضم إنزيمات تساعد علي تخليق المشتقات الأسيلية لقرين إنزيم A: acyl – Co~A derivatives • وهي مشتقات غنية في الطاقة ، مما يوحي بقابلية التفاعل للإنعكاس • ومن أمثلتها :

١- إنزيم acid : Co A ligase (AMP) ، وإسمه الدارج Acyl Co~A synthetase ، ويحتاج لوجود قرين الإنزيم A ، ATP • ويساعد في ربط مجموعة كربونية ، بمجموعة كيتونية عند تحويل الأحماض الدهنية

(التي يبلغ عـدد ذرات الكربـون فـي سلسـلتها الكربونيـة ٦ ذرات إلـي ٢٠ ذرة) إلي مشتقات قرين الإنزيم A حسب التفاعل :



٢- إنـزيم Succinate : CoA ligase (ADP) ، وإسـمه الـدارج ، أو الشـائع Succinyl – Co A synthetase ، ويسـاعد فـي تحويـل succinate ، إلـي succinyl Co A ، فـي وجـود القـرين الإنزيمـي Co A و ATP ، والتفاعل قابل للإنعكاس بسهولة ، لإحتواء المركب الناتج عالي الطاقة



٦. ٣ تحت مجموعة إنزيمات الربط بروابط كربونتروجينية .

Sub class 6.3 : Forming C-N bonds .

وتضم تحت المجموعة إنزيمات الربط والبنـاء باسـتخدام الطاقـة لتكـوين روابـط كربونتروجينية . وقد صنفت ، طبقـاً للنـواتج ، إلـي تحـت تحـت المجموعـات الخمسة الآتية :

6.3.1 Sub sub class : Acid – ammonia ligases (amide synthetases)

٦-٣-١ **إنزيمـات تكـوين الأميـدات** عـن طريـق ربـط الأمونيـا بالأحمـاض وتعرف بالـ amide synthetase

6.3.2 Sub sub class : Acid – amino acid ligases (peptide synthetases)

٦-٣-٢ **إنزيمات تكوين الببتيـدات** ، عـن طريـق ربـط الأحمـاض الأمينيـة ، بروابط ببتيدية ، وتعرف بإسم peptide synthetase .

6.3.3 Sub sub class : Cycls –ligases

٦. ٣. ٣ إنزيمات ربط و تخليق المركبات الحلقية ٠

6.3.4 Sub sub class : Other C – N ligases .

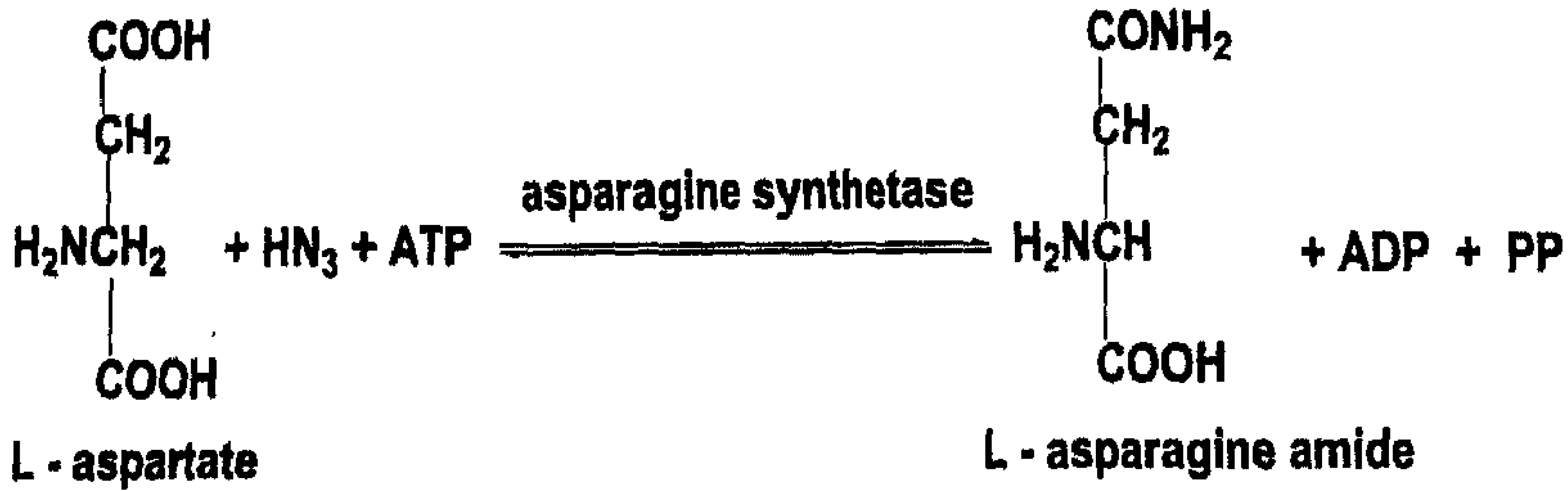
٦. ٣. ٤ إنزيمات تخليق الروابط الكربونتروجينية الأخري ٠

: 6.3.5 Sub sub class C – N ligases with glutamine as N - donor

٦. ٣. ٥ إنزيمــات تخليــق الجلوتــامين ، كمعطــي للنتــروجين ، عــن طريــق رابطة كربونتروجينية

وفيما يلي بعــض الأمثلــة لإنزيمــات ذات أهميــة فسـيولوجية خاصــة ، تابعــه لتحت تحت المجموعة 6.3.1 , 6.3.2 :

١- إنــزيم **L aspartate : ammonia ligase (AMP)** ٠ واســمه الــدارج ، أو الشــائع ، asparagine synthetase ، ويتبــع تحــت تحــت المجموعــة 6.3.1 ٠ ويســاعد فــي التفاعــل الآتــى ، ويحتــاج لقــرين الإنــزيم ATP ، والتفاعل قابل للإنعكاس :



٢- إنــزيم **L glutamate : ammonia ligase (ADP)** ٠ وإســمه الــدارج ، أو الشــائع ، glumate synthetase ٠ ويتبــع تحــت تحــت المجموعــة 6.3. ٠ ويحتاج لقرين الإنزيم ATP ، والتفاعل قابل للإنعكاس :

$$\underset{\text{L - glutamate}}{\begin{array}{c} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ H_2NCH \\ | \\ COOH \end{array}} + NH_3 + ATP \xrightleftharpoons{\text{glutamine synthetase}} \underset{\text{L - glutamine amide}}{\begin{array}{c} CONH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ H_2NCH \\ | \\ COOH \end{array}} + ADP + HO(P)$$



٣- إنـزيم L pantoate : β - alanine ligase (AMP) ، وإسمه الدارج ، أو الشائع ، pantothenate synthetase ، وهو من الإنزيمات التابعة لتحت تحت المجموعة 6.3.2 ، الخاصة بتكوين الروابط الببتيدية peptide synthetases ، ويحتاج لوجود قرين الإنزيم ATP لإتمام التفاعل :

$$\underset{\text{L- pantoate}}{\begin{array}{c} CH_2OH \\ | \\ CH_3 - C - CH_3 \\ | \\ HOCH \\ | \\ COOH \end{array}} + \underset{\beta\text{ - alanine}}{\begin{array}{c} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ NH_2 \end{array}} \xrightarrow{\text{pantothenate synthetase}} \underset{\text{L- pantothenate}}{\begin{array}{cc} CH_2OH & COOH \\ | & | \\ CH_3 - C - CH_3 & CH_2 \\ | & | \\ HOCH & CH_2 \\ | & | \\ OC - & - NH_2 \end{array}} + AMP + PP$$

٦. ٤ تحت المجموعة الرابعة

6.4 Sub class: Forming C-C bonds C-C

وتضم إنزيمات مختصة بمساعدة تكوين الروابط الكربونية – الكربونية ، ويحتاج جميعها لوجود قرين الإنزيم biotin ، في وجود ATP ، ومن أمثلتها إنـزيم acetyl – CO ~ A : CO_2 ligase (ADP) ، وإسمة الدارج ، أو الشائع ، acetyl – COA carboxylase ، وهو إنـزيم يساعد في تكاثف جزيئين من الـ Acetyl COA لتكوين المالونيل COA ، وهو تفاعل هام في التحولات الغذائية لبناء وتخليق الأحماض الدهنية حسب :

$$2\ \underset{\text{acetyl - CO A}}{\begin{array}{c} CH_3 \\ | \\ C = O \\ | \\ S - CO\,A \end{array}} + CO_2 + H_2O + ATP \xrightleftharpoons[\text{Carboxylase}]{\text{acetyl - CO A}} \underset{\text{malonyl - COA}}{\begin{array}{c} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ C = O \\ | \\ S - CO\,A \end{array}} + ADP + HO(P)$$

تركيب الإنزيمات Enzyme structure

- الجزء البروتيني .
- الجزء الغير بروتيني .
- قرائن الإنزيمات :
  - قرائن الإنزيمات الناقلة للهيدوجين .
  - قرائن إنزيمات ناقلة لذرة كربون أو أكثر .
  - قرائن إنزيمات ناقلة لمجموعة فوسفات .
  - قرائن إنزيمات ناقلة لجزئ سكر .
  - قرائن إنزيمات ناقلة لمجموعة أمين .
  - العناصر المعدنية المنشطة .

الفصل الخامس

تركيب الإنزيمات Enzyme structure

تكّون الإنزيمات ، كمياً ، جميع البروتينات ، الذائبة ، في الخلايا ، والأنسجة النباتية الحية • وتتراوح نسبتها بين ٠,٠١ – ٠,٠٠١ من قيمة البروتين الكلي • وتتركب بعض الإنزيمات ، البسيطة ، من مادة بروتينية فقط (بولمرات polymers للأحماض الأمينية المؤثرة في الضوء المستقطب) ، مثل إنزيم Trepsene ، والببسين Pepsene ، واليوريز Urease • وهي إنزيمات لها جميع صفات البروتين السابق الإشارة إليها ، وهي أيضاً إنزيمات تابعة لمجموعة إنزيمات التحليل المائي • إلا أن معظم الإنزيمات ، إنزيمات مركبة ، تابعة للبروتينات المرتبطة Conjucated • تتركب ، بصفة أساسية ، من جزيئين ؛ أحدهما بروتيني ، والآخر عضوي ، غير بروتيني ، تعمل كمجموعة تعويضية ، يطلق عليهما ، معاً ، الإنزيم الكامل Holoferment ، أو Holoenzyme •

ويعزي للإنزيم ، الكامل ، النشاط الفسيولوجي المحفز ، حيث يكمل جزئية (البروتيني والغير بروتيني) بعضهما البعض ، لأداء الوظيفة المنوطة به • ويختفي النشاط عند فصلهما ، فليس لأى منهما ، على حدة ، أى نشاط حافزى ؛ أى يفقد الإنزيم النشاط الحافزى المميز ، إذا وجد أحد مكونية بمعزل عن الآخر •

وقد تتكون ، بعض ، الإنزيمات ، المعقدة ، من أنواع مختلفة للشق البروتيني ، مرتبطة مع نوع واحد ، فقط ، من الشق العضوي الغير بروتيني • ويدخل في تركيب بعض الإنزيمات ، أو يرتبط نشاطها الفسيولوجي المحفز ، بوجود بعض العناصر المعدنية ، والتي تدخل في تركيبها كمجموعة تعويضية ، مرتبطة بالشق البروتيني للإنزيم ، أو تزيد من نشاطها الحافزى ،

وتعمل كمنشطات معدنيــة Metalo activator · وتعــرف مثــل هــذه الإنزيمــات ، في الحالتين ، بالإنزيمات المعدنية Metalo enzymes ·

١- الجزء البروتيني :

وهــو أصــل الإنــزيم ، أو الإنــزيم المجــرد Apo ferment or Apo enzyme ؛ أى بــدون شــقة العضــوي أو المعــدني · ونــاتج تحليلــة المــائي أحماض أمينية ، وهو ذو وزن جزيئي كبيــر · ويرجــع إليــة الصــفات الطبيعيــة البروتينية للإنزيمات ، ويكسبها خواصة ؛ مــن حيــث تــأثير الحــرارة والحموضــة ، وعدم قابليتها للإنتشار ، وغيرها من الصفات·

والشق البروتيني هو المسئول عن تخصــص الإنــزيم ، وتــأثيرة ، مــن حيــث مادة التفاعل الأم Substrate specificity ؛ أى هــل الإنــزيم ، مــثلاً ، يتفاعــل مع الجلوكوز ، أم الفركتوز ؟

وفي حالــة الإنزيمــات المعدنيــة Metalo enzymes ، أى التــي ينشــطها ، أو يدخل فــي تركيبهــا ، العناصــر المعدنيــة ، يجــب أن نفــرق بــين Metalo activators ، التي تؤدي إضافتها إلي زيادة ســرعة التفاعــل الإنزيمــي ونشــاطة ، والمجاميع التعويضية المعدنية ، التــي تــدخل ضــمن تركيــب الإنــزيم ، حيــث يفقد الإنزيم نشاطة إذا فصلت عنه·

وأهــم الأيونــات ذات الأثــر التنشــيطي ، أو التعويضــي ، هــي أيونــات البوتاسيوم K^{+} ، والماغنســيوم Mg^{++} ، وصــور كــل مــن المنجنيــز Mn^{++} ، والكالســيوم Ca^{++} ، والحديــد Fe^{++} ، والنحــاس Cu^{++} ، والكوبلــت Co^{++} ، والزنك Zn^{++} · وترتبط هذه الأيونات مع البــروتين الإنزيمــي ، بــروابط قويــة ، شديدة ، أو قد يكون هذا الارتبــاط بــروابط ضــعيفة واهيــة ، مكونــة نوعــاً مــن التعقيــد التركيبــي ، ربمــا بشــكل مركبــات مخلبيــة Chelating complexes ، مثــل الارتبــاط مــع مجــاميع الفينــول Phenol ، أو الأمــين Amino ، أو الفوســـفوريل Phosphoryl ، أو الكربوكســيل Carboxyl الحـــرة ، الموجودة علي الجزئ البروتيني · ومن أمثلة الإنزيمــات المعدنيــة ، التــي تعمــل فيها الأيونــات كمجموعــات تعويضــية إنــزيم Cytochrome oxidase ، حيــث

يدخل الحديد فـي تركيبـة ، والتيروسـينيز Tyrosinase ، ويـدخل النحـاس فـي تركيبة ، كما يدخل النحاس في تركيب إنزيم Ascorbic acid oxidase .

فالسيتوكروم أوكسينيز يحفز عملية نقـل الالكترونـات مـن السـيتوكرم جـ Cytochrme C إلى الأوكسوجين ، في مراحـل التـنفس ، والتيروسـينيز يحفـز أكسـدة المـواد الفينوليـة إلـي صـبغات الكيتـون المقابلـة لهـا Quinoid dyes المسببة لإسـمرار شـرائح التفـاح والبطـاطس وبعـض الخضـر الأخـرى عنـد تعرضـها لأوكسـجين الهـواء الجـوي كمـا يؤكسـد فيتـامين C وهـو يـنقص للأرثوجينولات لإحتوائـة علـى مجموعـة Enediol $HO-\overset{|}{\underset{|}{C}}-\overset{|}{\underset{|}{C}}-OH$ إلـي ثنائي الكيتون $O=\overset{|}{C}-\overset{|}{C}=O$ وذرة النحاس فـي الانـزيم الأخيـر ذات إرتبـاط ضعيف ولين ، مع جزئ البروتين الإنزيمي ويمكـن فصـلها بسـهولة ، باسـتعمال السيانيدات ، خلال عملية الانتشار .

٢- الجزء الغير بروتيني :

ويمثل الجـزء الغيـر بروتينـي أمـا مجـاميع عضـوية معقـدة التركيـب ، أو عناصر معدنية ، كمـا قلنـا ، تعـرف فـي الحـالتين بالعوامـل المرافقـة Co-Factors . والمجـاميع العضـوية كبيـرة الحجـم ، مرتفعـة الـوزن الجزيئـي ، أو صغيرة الحجم ، منخفضة الوزن الجزيئـي ، مرتبطـة بقـوة بـالجزء البروتينـي ، إرتباطاً وثيقاً ، يصعب فصلها عنه ، بالفصل الغشـائى ، أو قـد يكـون الإرتبـاط بروابط ضعيفة واهية ، إرتباطاً ليناً ؛ أي يمكن فصلها عنه بسهولة .

وهذا الجزء يعمـل كمجموعـة تعويضـية ، أو إضـافية Prosthetic group لجزئ البروتين . وتتحكم العوامل المرافقـة فـى تخصـص الإنـزيم ، مـن حيـث نوع التفاعـل Reaction specificity ، أى هـل يسـاعد ، مـثلاً ، فـي عمليـة الأكسدة والإختـزال ، أم فـي عمليـات الفسـفرة ؟ ... وهكـذا .ويمكـن لهـذا الجزء أن يرتبط بأكثر من بروتين إنزيمي ، كمـا يمكنـة أن ينتقـل بيـنهم ، أثنـاء ممارسة دوره الحافزي الفعـال ، لإتمـام نفـس التفاعـل ، علـي مـواد تفاعـل متباينة .

وفي كيمياء الإنزيمات ، يطلق مصطلح المجموعة التعويضية Prosthetic group على المجموعة العضوية كبيرة الحجم ، مرتفعة الوزن الجزيئي ، المرتبطة مع بروتين الإنزيم بقوة ، ويصعب فصلها عنه بالفصل الغشائي ، وتعتبر هذه المجموعة الجزء الفعال من الإنزيم ، ولا يتحتمل الحرارة ، ولا ينفصل عن الإنزيم قبل ، ولا بعد ، التفاعل • ومن أمثلتها مجموعة البورفرين Porphyrin و مجموعة الهيم Heme ؛ وهي مجموعة عضوية ملونة ؛ أي ذات صبغة ، ترتبط بقوة مع بروتين الإنزيم ، وتتكون من ٤ حلقات بيرول tetrapyrole محيطة بذرة حديد • ومن أمثلة الإنزيمات التي يدخل في تركيبها هذه المجموعة ، إنزيم Cytochrome oxidase ، وإنزيم البيروكسيديز Peroxidase • ومن أمثلتها ، أيضاً مجموعة FAD ، المرتبطة بقوة ، مع بروتين إنزيم Succinate dehydrogenase •

ويطلق مصطلح قرين الإنزيم ، أو مرافقة Coenzyme or Co-ferment ، على المجموعة العضوية صغيرة الحجم ، قليلة الوزن الجزيئي ، المرتبطة بضعف ، أو بلين ، مع بروتين الإنزيم ، إرتباطاً واهياً ، ويمكن فصلها بسهولة عنه ، بالفصل الغشائي ، وتتحمل درجة الحرارة ، ولا يكوّن جزءً من الإنزيم ، أي ليس له علاقة بتركيبة ، ولكنة يلعب دوراً هاماً في ميكانيكية عمل الإنزيم ، أثناء نشاطة الحافزي ، بنقل المجموعات الكيماوية من مادة تفاعل إلي مادة إخري ، أو من بروتين إنزيمي ، إلي بروتين إنزيمي آخر ، فهي الجزء الفعال من الإنزيم ، واللازم لعملة الحافزي ، ولكن إتحادة مع البروتين إتحاداً مؤقتاً ، ينفصل عنه بعد إنتهاء التفاعل وتكوين نواتجة•

وبصرف النظر عن المصطلحات المستخدمة للعوامل المرافقة ، العضوية أو المعدنية ، إضافة لعدم إمكانية وضع حدود فاصلة بينها ، خاصة مع الزيادة المضطردة في الأعداد المكتشفة ، وصعوبة التفرقة بينها ، فإن الأبحاث الحديثة تميل لإستخدام المصطلح قرين الإنزيم Co-enzyme ، للتعبير عن الجزء الغير بروتيني الداخل في تركيب الإنزيم ، مع إهمال مصطلح المجموعة التعويضية Prosthetic group •

قرائن الإنزيمات Co enzymes

وتعرف بالإنزيمات المساعدة ، أو المعاونات الإنزيمية ، وهي مواد معقدة التركيب ، لها دور هام في التحولات الغذائية بالخلايا والأنسجة النباتية ، ترتبط مع أصل الإنزيم Apoenzyme ، بروابط قوية أو ضعيفة ، ويمكن تقسيمها إلي الأنواع الآتية :

أولاً : قرائن الإنزيمات الناقلة للهيدروجين Hydrogen carriers Co enzymes

وتعرف بقرائن إنزيمات الأكسدة والإختزال ، وهي المجموعات الإنزيمية الإضافية ، للبروتين الإنزيمي ، مثل إنزيمات Dehydrogenases ، وهي إنزيمات الأكسدة والإختزال ، التي تقوم قرائنها بنزع الهيدروجين ، من مادة معطيه donator ، لأخري مستقبلة acceptor (البروتون Proton والإلكترونElectron) ٠

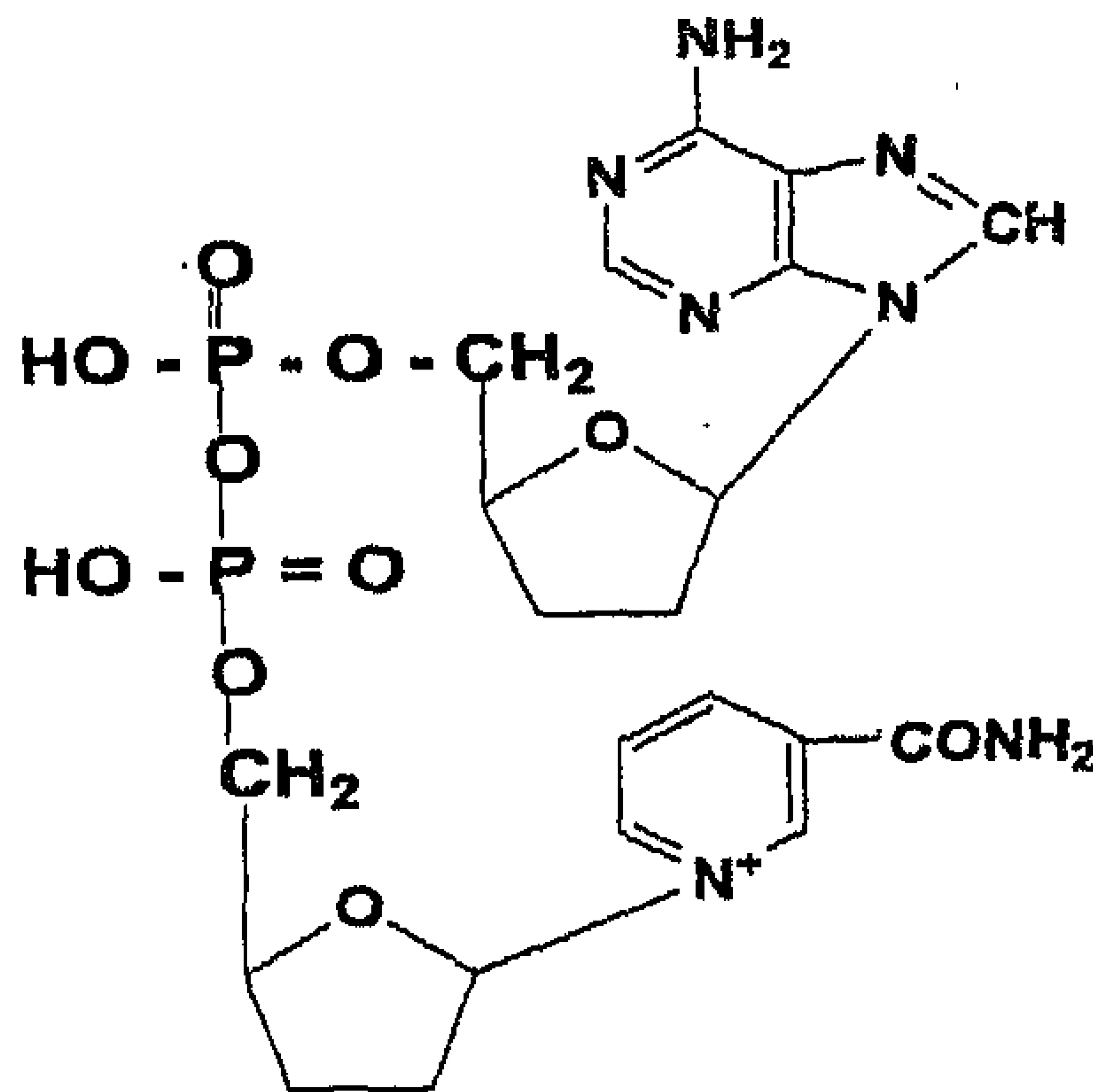
ومن الملاحظ في تفاعلات الأكسدة والإختزال ، أن غياب المركب المستقبل للهيدروجين Hydrogen acceptor ، يحول دون إتمام عملية الأكسدة ، حتي ولو وجد الإنزيم المختص ٠ والعمليتان ، الأكسدة والإختزال ، متلازمتان ، تحت تأثير مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال Dehydrogenases ؛ حيث يتأكسد مادة التفاعل ، علي حساب إختزال مادة إخري ، ويقوم القرين الإنزيمي كحامل Carrier ، ناقل للهيدروجين ، بين المادتين ٠ كما أن قرين الإنزيم ، هو الذي يحدد إتجاه سير التفاعل ، حيث تعمل معظم الإنزيمات علي نوع واحد ، فقط ، من القرين الإنزيمي ، ولا تعمل مع الإثنين معاً ، في آن واحد ، وذلك في حدود التخصص الإنزيمي ، بالنسبه لمادة تفاعلة Substrate ٠

وأهم قرائن مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال مايلي :-

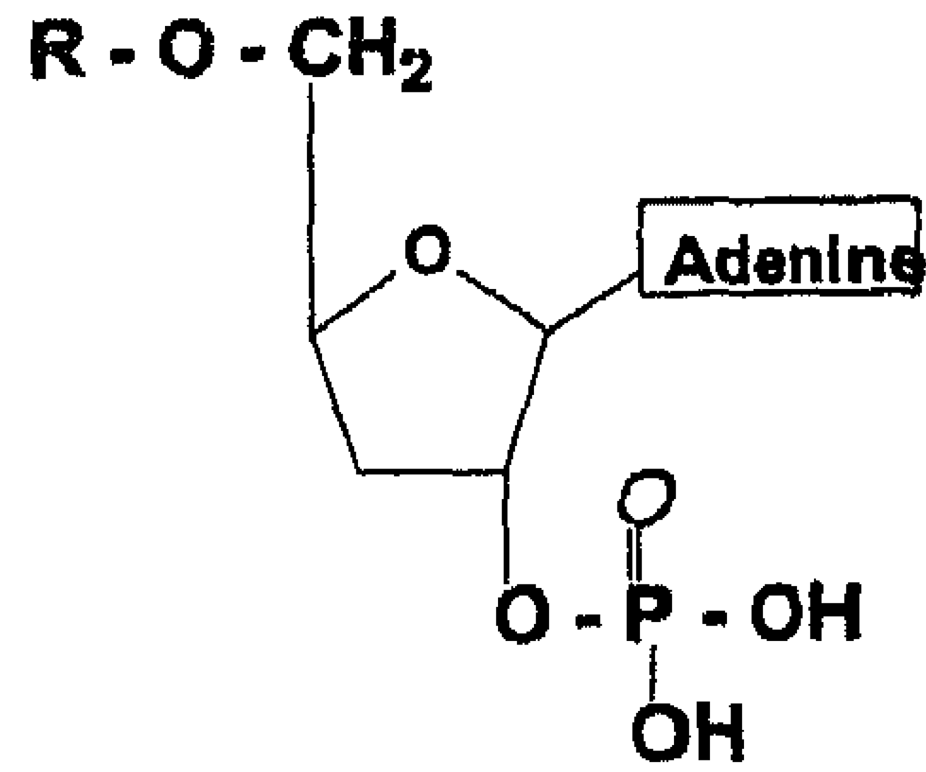
أ- قرائن مجموعة النيوكوتناميد Nicotinamide

وكانت تعرف بمجموعة Pyridine nucleotides ٠ وترتبط مجموعة النيوكوتناميد ، في هذه القرائن ، بروابط ضعيفة ، مع الشق البروتيني للإنزيمات المختصة ، ويمكن فصلهما بسهولة عن البروتين الإنزيمي ،

بالفصل الغشائي Dialysis ، وهما لا يتأثران بالحرارة ، وضروريان لإظهار النشاط الإنزيمي في تفاعلات الأكسدة والإختزال . ومن أمثلة هذه القرائن ، قرين الإنزيم المؤكسد NAD^+ , $NADP^+$ ، ويتشابهان في التركيب وهما ، طبقاً لتوصيات لجنة الإنزيمات ، على الترتيب Nicitinamid – Adenine – Dinucleotide ، وكان يعرف قديماً باسم Diphosphopyridine nucleotide; DPN^+ أو قرين الإنزيم I (Coenzyme I) و Nicotinamide-Adenine Dinucleotide Phosphate ، وكان يعرف باسم Triphosphopyridine nucleotide ; TPN ، أو قرين الإنزيم II (CoenzymeII) . ويلاحظ أنهما متشابهان في التركيب ، ويحتويان على فيتامين Niacin (Nicotinamide) ، وتوجد الشحنة الموجبة على ذرة النتروجين ، متوازية مع أحد الأنيونات في المحلول ؛ مثل أيون الكلوريد Cl^- . ويزيد قرين الإنزيم $NADP^+$ بمجموعة فوسفات ، عن قرين الإنزيم NAD^+ . و النوعان واسعان الإنتشار في المملكة النباتية ، وخاصة في الأوراق . فيقدر تركيزها في الأوراق بحوالى ١٠ ميكروجرام µg ، لكل جرام ، مادة نباتية غضة ، ويوجدان بنسبة متساوية ، تقريباً ، في جميع الخلايا النباتية ، عدا الأوراق ، التي يزيد فيها تركيز $NADP^+$ عن NAD^+ . ويحدد إشتراك ، أى منهما في التفاعل ، إتجاه هذا التفاعل .



Diphosphopyridine nucleotide (DPN^+). Nicotinamide-adenine dinucleotide (NAD^+) or Coenzyme I



Triphosphopyridine nucleotide (TPN^+). Nicotinamide-adenine dinucleotide Phosphate ($NADP^+$) or Coenzyme II

وتتم عملية الأكسدة بنزع الهيدروجين (٢ بروتون + ٢ إلكترون) من الجزئ المعطي donator ومنحها ، غالباً ، إلي حلقة النيكوتيناميد ، في جزئ القرين الإنزيمي ، فتخزنها ، إلي صورتها الأورثوكينونية O – quinonoid . وقد إختلفت الآراء حول رقم ذرة الكربون التي يتم عليها الإختزال ، هل هي رقم ٢ أم ٦ ؟ ، ويصبح تركيبة كالآتي:



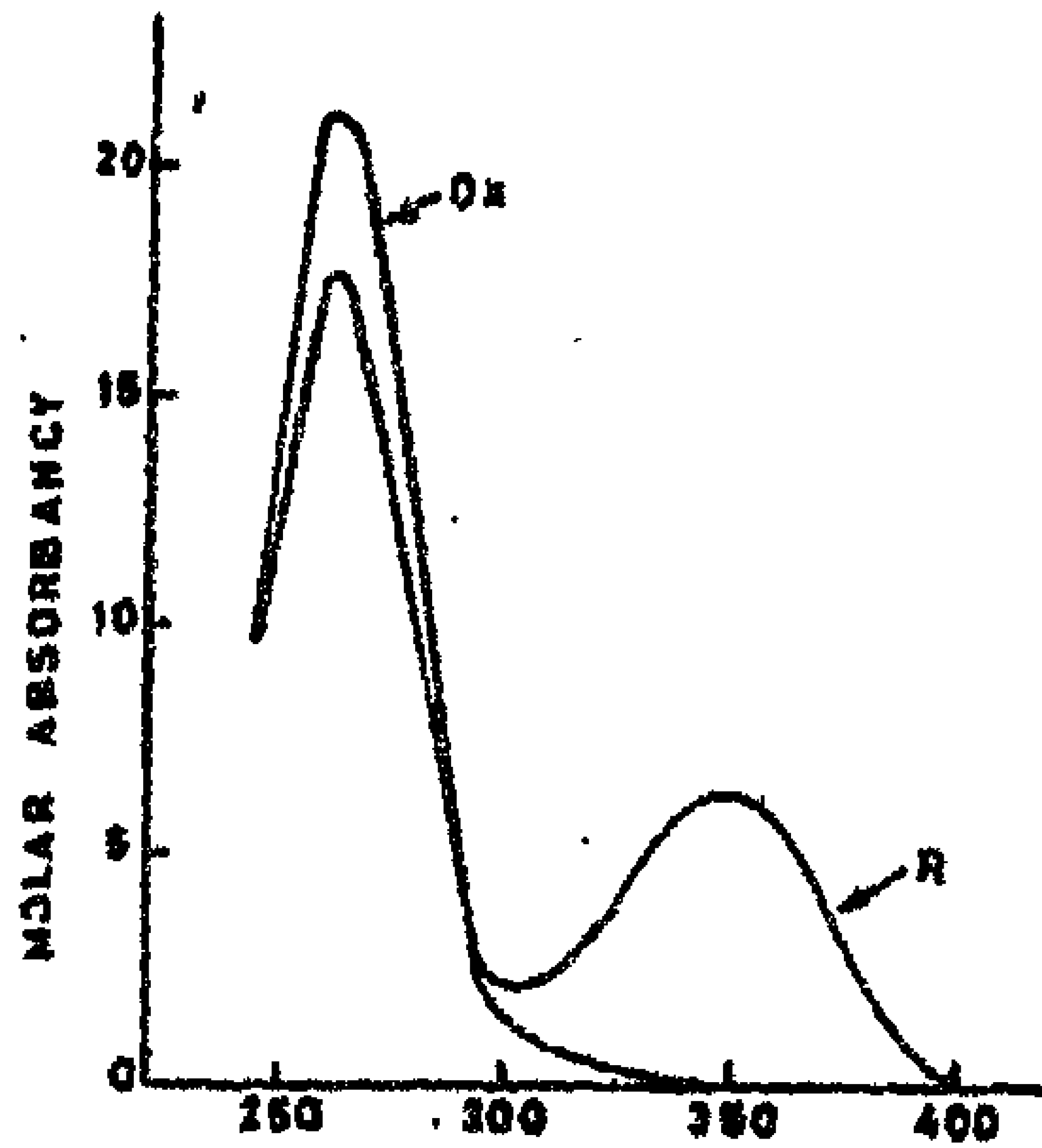
$$NAD^+ + H_2 \rightleftharpoons NADH + H^+$$

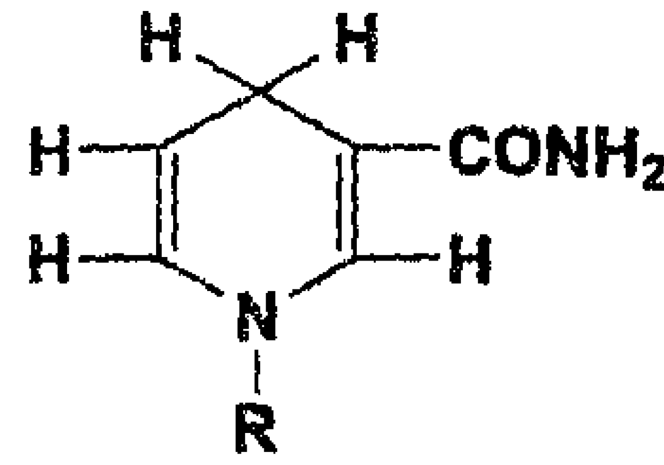


$$NADP^+ + H_2 \rightleftharpoons NADPH + H^+$$

ثم يمنحهما ، فى أى عملية إختزال أخري ، إلي مركب مستقبل لهما آخر acceptor ، فيخزلة ، وهكذا .

ومما يؤيد إختزال قرين الإنزيم أولاً ، قبل نقلهما إلي مركب مستقبل ، تغير درجة إمتصاصة لأطياف الضوء البنفسجي ، مع ظهور حزمة إمتصاص إضافية للصورة المختزلة ، كما يوضحة الشكل التالي المبين لطيف الصورة المؤكسدة OX^- ، والمختزلة R ، لقرين الإنزيم NAD^+ أو $NADP^+$.





منحنيات طيف الصورة المؤكسدة (OX) والصورة المختزلة (R) من NAD^+ , $NADP^+$

الميكرون μ = ١٠^-٣ ملليميتر (مم)

المليميكرون mμ = ١٠^-٦ مم = النانومتر nm = ١٠^-٩ متر

الأنجستروم Å = ١٠^-٧ مم

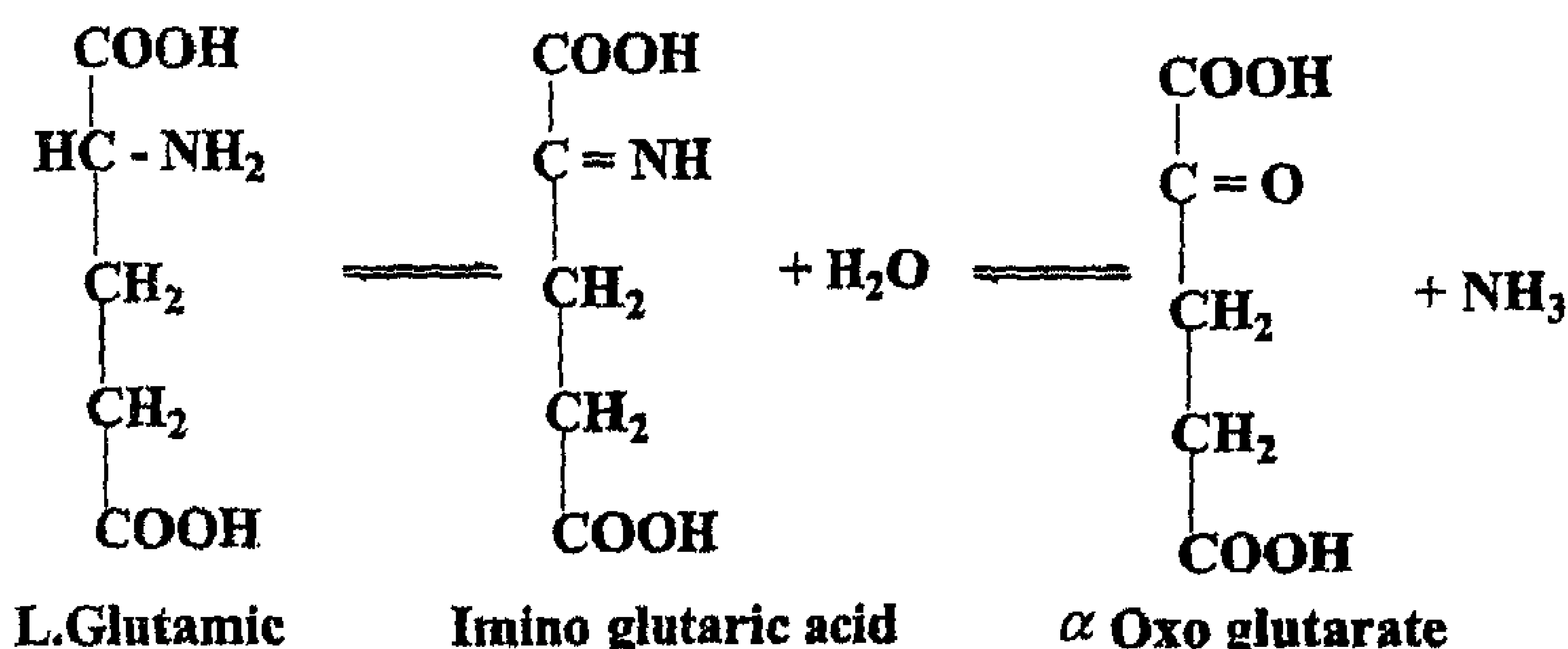
ويتبين من منحنى الطيف ، ظهور حزمة إمتصاص لأطياف الضوء الفوق بنفسجي ، عند طول موجه ٢٦٠ نانومتر ، للصورة المؤكسدة (الكاتيونية) ، من قرين الإنزيم NAD^+ أو $NADP^+$ • أما الصورة المختزلة ، فيظهر لها حزمة إمتصاص إضافية Additional absorpt band ، عند طول موجي ٣٤٠ نانومتر ، تظهرها الصورة الأرثوكيتونية ، لحلقة النيكوتيناميد ، في جزئ القرين المختزل $NADH+H^+$ أو $NADPH+H^+$ ؛ أي إحداث تغير في المركب ، وتحولة من الصورة المؤكسدة ، إلي الصورة المختزلة • وتبين من الشكل أن إختزال قرين الإنزيم ، قد تم عند ذرة الكربون رقم ٤ ، في حلقة البيريدين ، بفعل ذرة هيدروجين واحدة ، وإلكترون واحد ، تم نزعه من ذرة الهيدروجين الثانية ، مع إنطلاق البروتون ، المتبقي ، عند ذرة الهيدروجين الثانية ، إلي محلول وسط التفاعل •

ومن أمثلة إنزيمات الأكسدة والإختزال ، التي تحتوي على قرين الإنزيم الناقل للهيدروجين ، $NADP^+$ ، NAD^+ :

١- إنزيم Malate dehydrogenase ، الذي يؤكسد حمض الماليك إلي الأوكسالوخليك ، في دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل • ومن الطبيعي أن يختلف قيمة الإمتصاص الإشعاعي للضوء البنفسجي للصورة المؤكسدة عن الصورة المختزلة لقرين الإنزيم •

٢- وإنزيم Lactic dehydrogenase ، الذي يؤكسد حمض اللاكتيك ، إلي حمض البيروفيك •

٣- وإنزيم L – Glutamic dehydrogenase ، الذي يحّول حمض الجلوتاميك اليساري (L) إلي حمض Imino glutaric ، الذي يتحد بدورة مع جزئ ماء ، ليتكون حمض ألفا كيتو (أوكسو) جلوتاريت كالآتي :



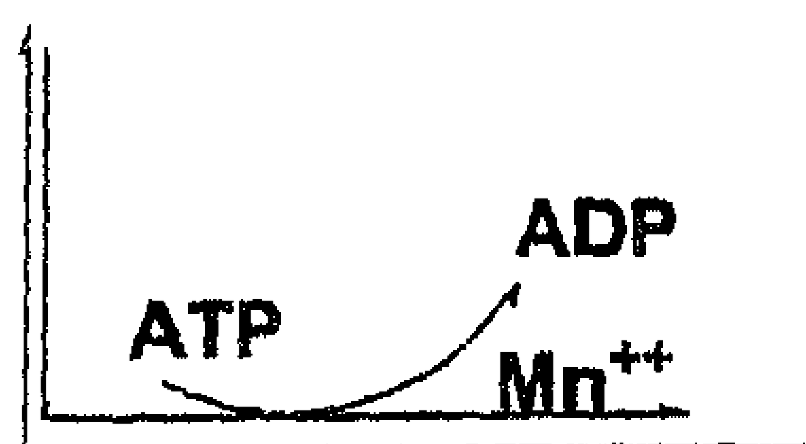
ومن الجدير بالذكر ، أن القرين الإنزيمي NAD^+ يتخلق ذاتياً ، داخل الأنسجة النباتية ، بفعل الإنزيمات المتخصصة ، التي أمكن فصلها ، وتنقيتها ، من فطرة الخميرة ، بأى من الطريقتين الآتيتين ، وذلك على النحو الآتي :

<u>الأولى</u> :



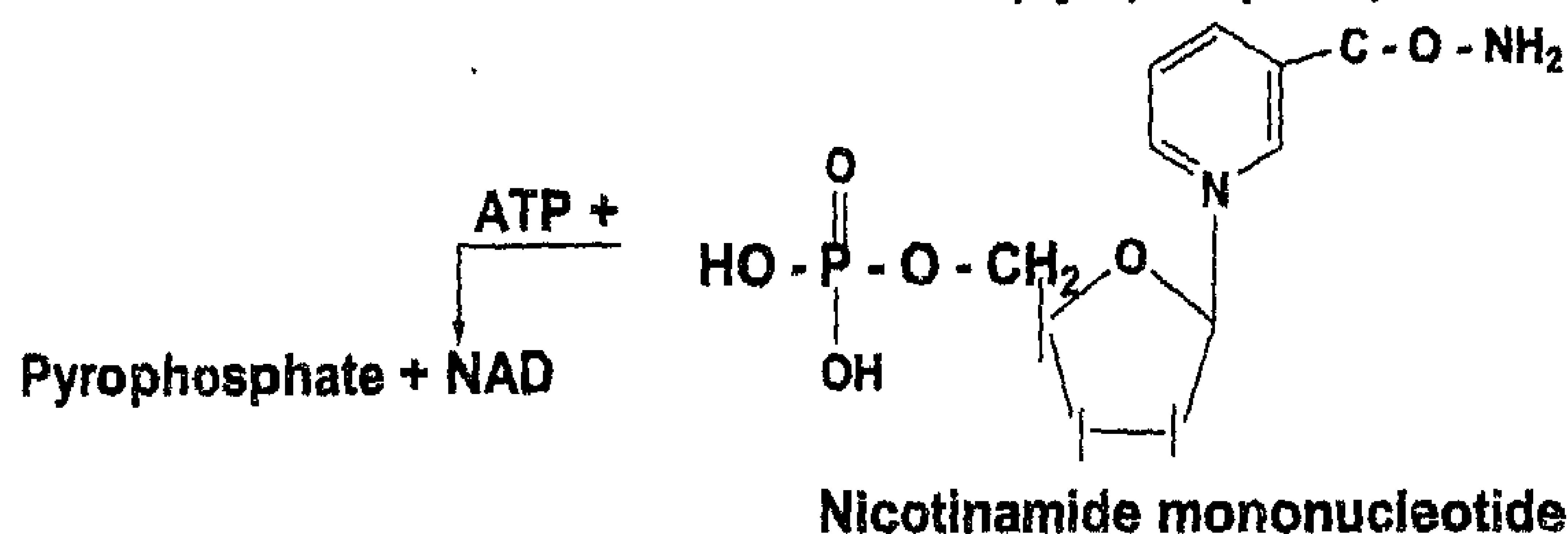
Nicotinamide mononucleotide





NAD+ +P ~ P





Nicotinamide mononucleotide

<u>الثانية</u> :

نزع مجموعة فوسفات من مركب $NADP^+$ في وجود أيون المنجنيز Mn^{++} .



$$NADP^+ + ADP \xrightarrow{Mn^{++}} ATP + NAD^+$$

٣- قرائن إنزيمات مجموعة الريبوفلافين **Riboflavin Nucleotide Co-enzymes**

وتعرف بقرائن مجموعة فيتامين ب ٢ (Vitamin B_2) ، وهي ملونة ، صفراء اللون Flavus ، ولاصفة Fluoresent ، في الصورة المؤكسدة ، بينما تصبح في الصورة المختزلة عديمة اللون Leuco – Form .

وتشمل مجموعة الرايبوفلافين ، كقرائن إنزيمات الأكسدة والإختزال ، المركبات الآتية :

1- Flavin Dinucleotide Adenine FAD
2- Flavin Mononucleotide FMN

وترتبط المجموعة الفلافونية ، بهذه القرائن ، برابطة قوية مع الشق البروتيني للإنزيم المختص ، ولا تظهر صفاتها اللصفية عند الإرتباط . كما لا يمكن فصلها عنه بالفصل الغشائي بسهولة . وهما ضروريان ، معاً ، لإظهار النشاط الإنزيمي المحفز للأكسدة والإختزال . ويفقد الإنزيم نشاطة الحافزى عند فصل المجموعة الفلافونية ، عن البروتين الإنزيمي ، بفعل درجة الحرارة ، أو بالغليان مع الأحماض ، نظراً لتجلط coagulation الشق البروتيني ، وفقد تركيبة الفيزيقي . وقد يستعيد الإنزيم عافيته ، ونشاطة ، أحياناً ، عند محاولة فصل المجموعة الفلافونية ، بالأحماض الباردة المخففة .

وقد تحتوي قرائن الرايبوفلافين على أى من الذرات المعدنية ؛ كالحديد ، والماغنسيوم ، والموليبيديوم ، والمنجنيز . وفي هذه الحالة ، تصبح أكثر تعقيداً تركيبياً ، وأكثر نشاطاً فسيولوجياً ، نظراً للدور الحافزي لهذه المنشطات المعدنية Metal-activatores ، المظهرة لقوة الأكسدة والإختزال . عديم اللصف وهي سريعة التأكسد ، في الصورة الحرة ، عند تعرضها للأكسجين . ويعرف الإنزيم الكامل باسم الإنزيم الأصفر Flavo Protein وهو إنزم ناقل للهيدرجين Hydrogen carrier .

وتلعب قرائن مجموعة الريبوفلافين دوراً هاماً ، في تفاعلات الأكسدة والإختزال ، وخاصة خلال عمليات التحولات الغذائية للطاقة . فهي في الصورة المؤكسدة ، لها القدرة على أكسدة قرائن إنزيمات $NADH + H^+$ ،

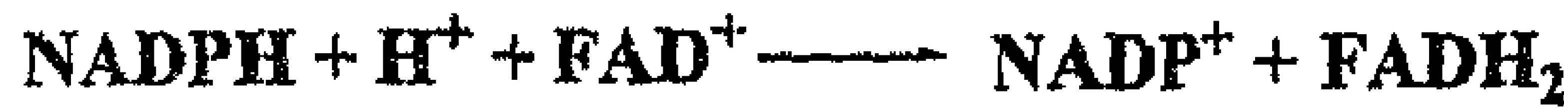
$NADPH + H^+$ ، بسهولة ويسر • حيث تستقبل الهيدروجين منها ، فتختزل هي ، وتتحول قرائن النيكوتيناميد إلي الصورة المؤكسدة ، لكي تبدأ التفاعل من جديد • وهكذا ، كما سبق توضيحة ، في مراحل سلسلة تفاعلات نقل الإلكترونات ، خلال عمليات التنفس ، وتخليق الطاقة ، حسب :



$$NADH + H^+ + FAD^+ \longrightarrow NAD^+ + FADH_2$$

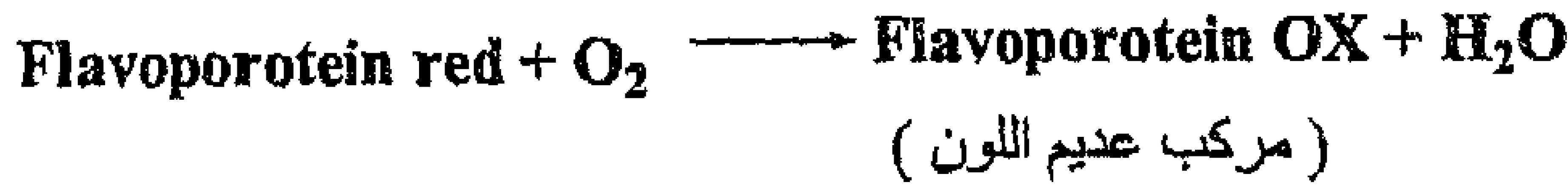


$$\text{Flavoporotein OX} \longrightarrow \text{Flavoporotein R (red)}$$



$$NADPH + H^+ + FAD^+ \longrightarrow NADP^+ + FADH_2$$

ومن ناحية أخري ، فإن قرائن إنزيمات مجموعة الريبوفلافين ، في الصورة المختزلة ، لها القدرة علي إختزال الأوكسجين ، بفعل ماتحملة من هيدروجين وإلكترونات • ويتم ذلك أما مباشرة ، إلي فوق أكسيد الهيدروجين ، أو بطريق غير مباشر إلي ماء • حيث ينتقل الهيدروجين ، الذي تحملة ، إلي الأوكسجين ، عبر مركبات وسيطة في سلسلة التفاعلات المتتابعة ، لنقل الإلكترونات ، خلال عمليات التنفس ، وتخليق الطاقة ، التي تنتهي بالأوكسجين ، حسب التفاعلات الآتية :



$$\text{Flavoporotein red} + O_2 \longrightarrow \text{Flavoporotein OX} + H_2O$$

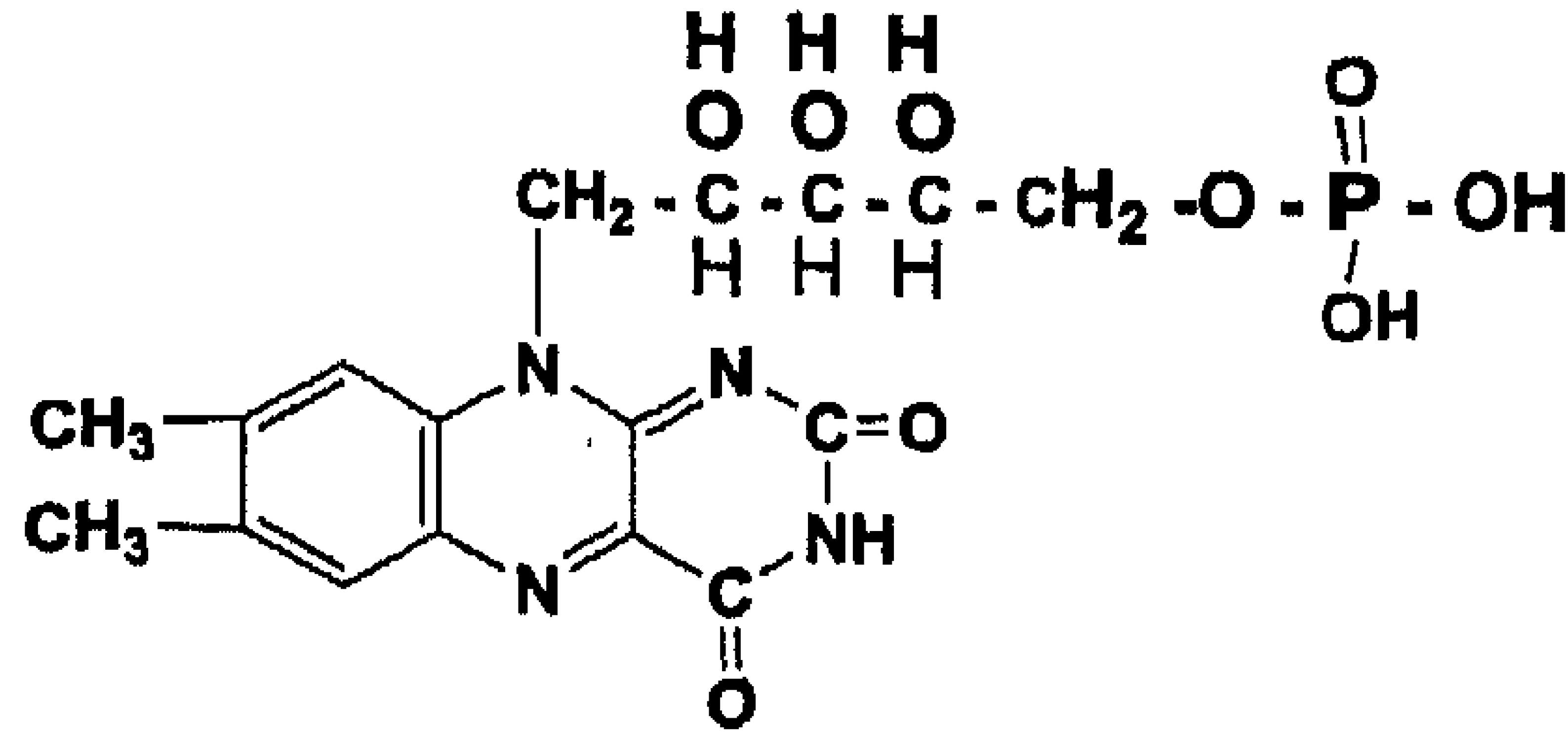
(مركب عديم اللون)



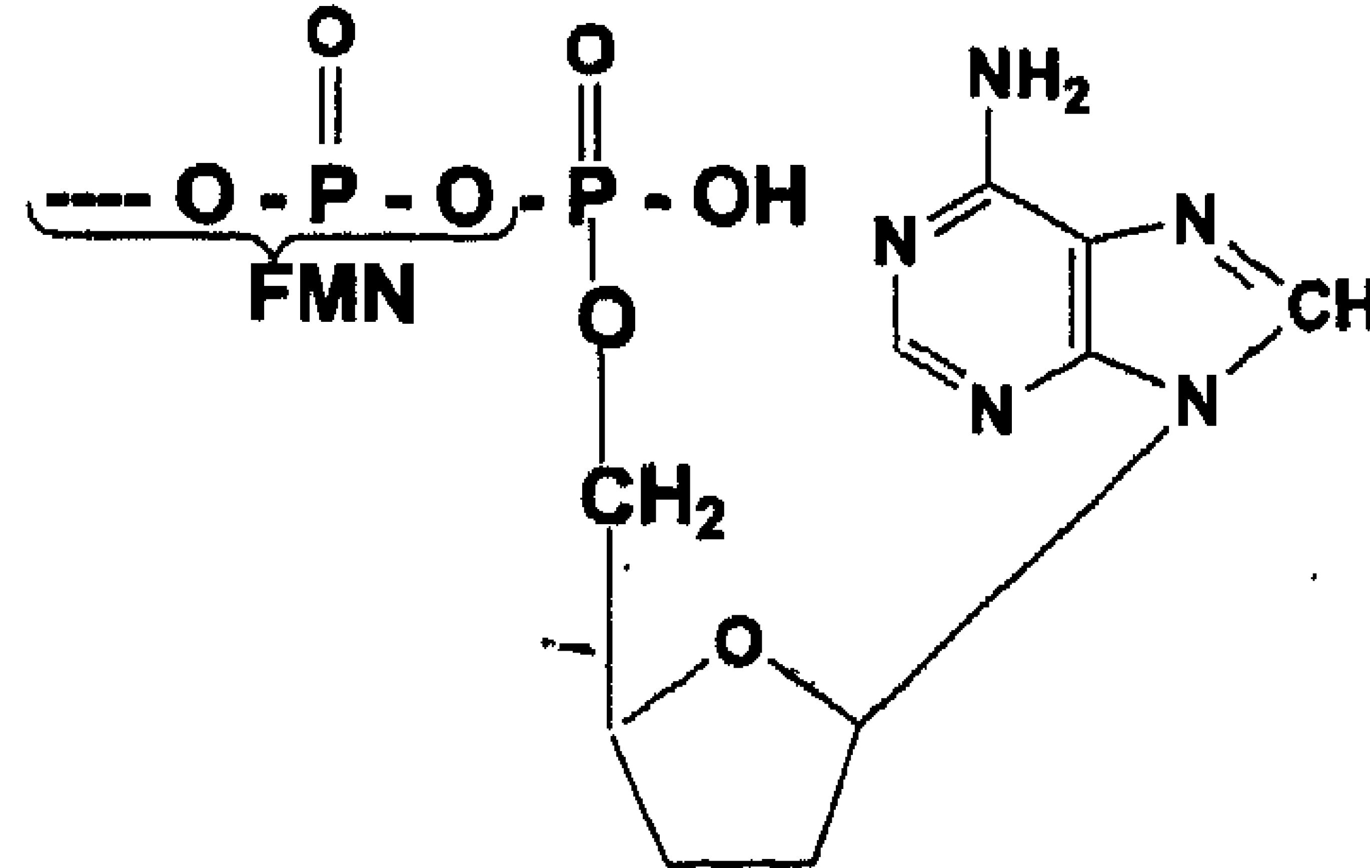
$$\text{Flavoporotein red + intermediatesubstance} \longrightarrow O \longrightarrow H_2O$$

فى سلسلة نقل الإلكترون

ويوضح الشكل التالي التركيب البنائي لمجموعتي الريبوفلافين في صورتهما المؤكسدة .

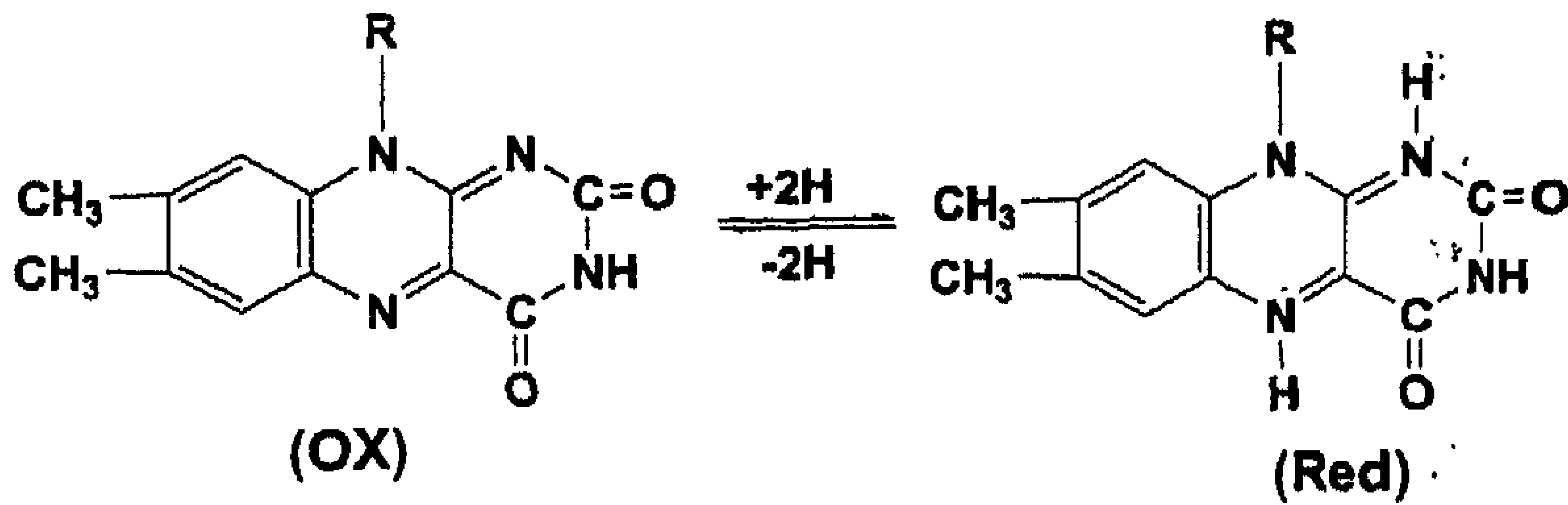


Flavin mononucleotide (FMN)
or Riboflavin monophosphate



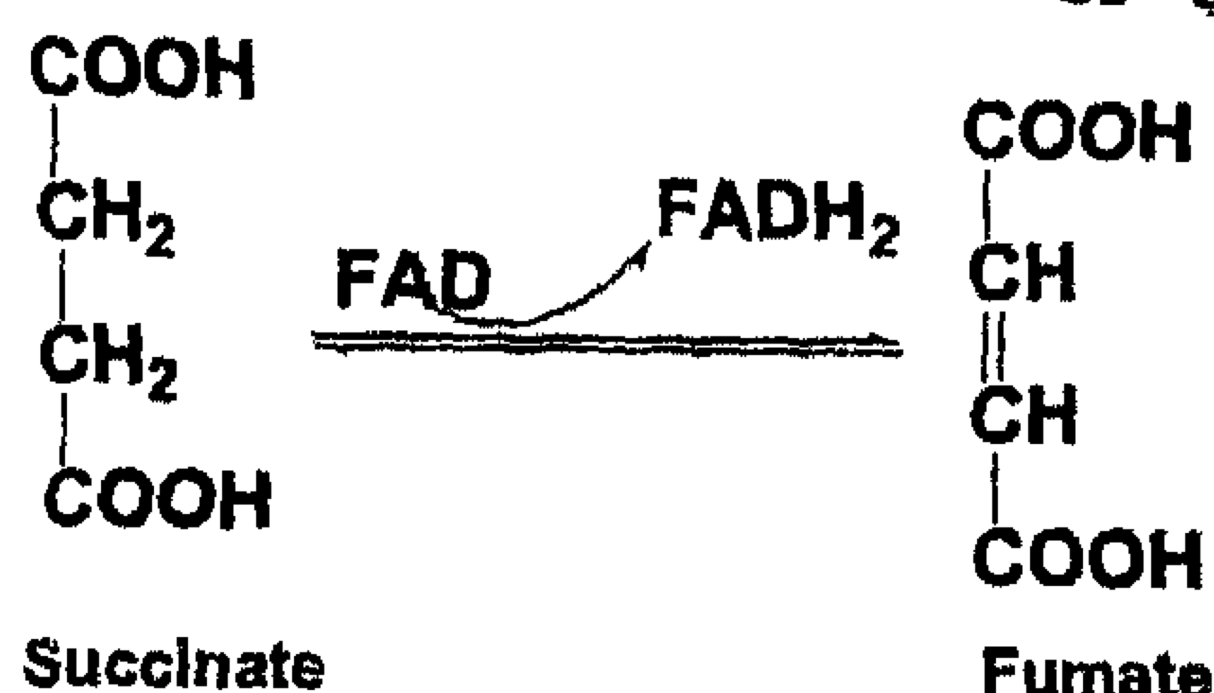
Flavin adenine dinucleotide (FAD)
الصورة المؤكسدة لمجموعات الريبوفلافين

ويتبين من الشكل ، أن السكر المرتبط بجزئ الفلافون ، هو سكر الريبيتول ribitol ، وهو سكر كحولي ، وليس سكر الرايبوز الألدوزى ، الذي يدخل في تركيب النيوكليوتيد ، وأن الإختزال يتم بإضافة ذرتين هيدروجين من المركب المانح ، إلي حلقة isoalloxazine ، في قرين الإنزيم المستقبل ، حسب التفاعل :

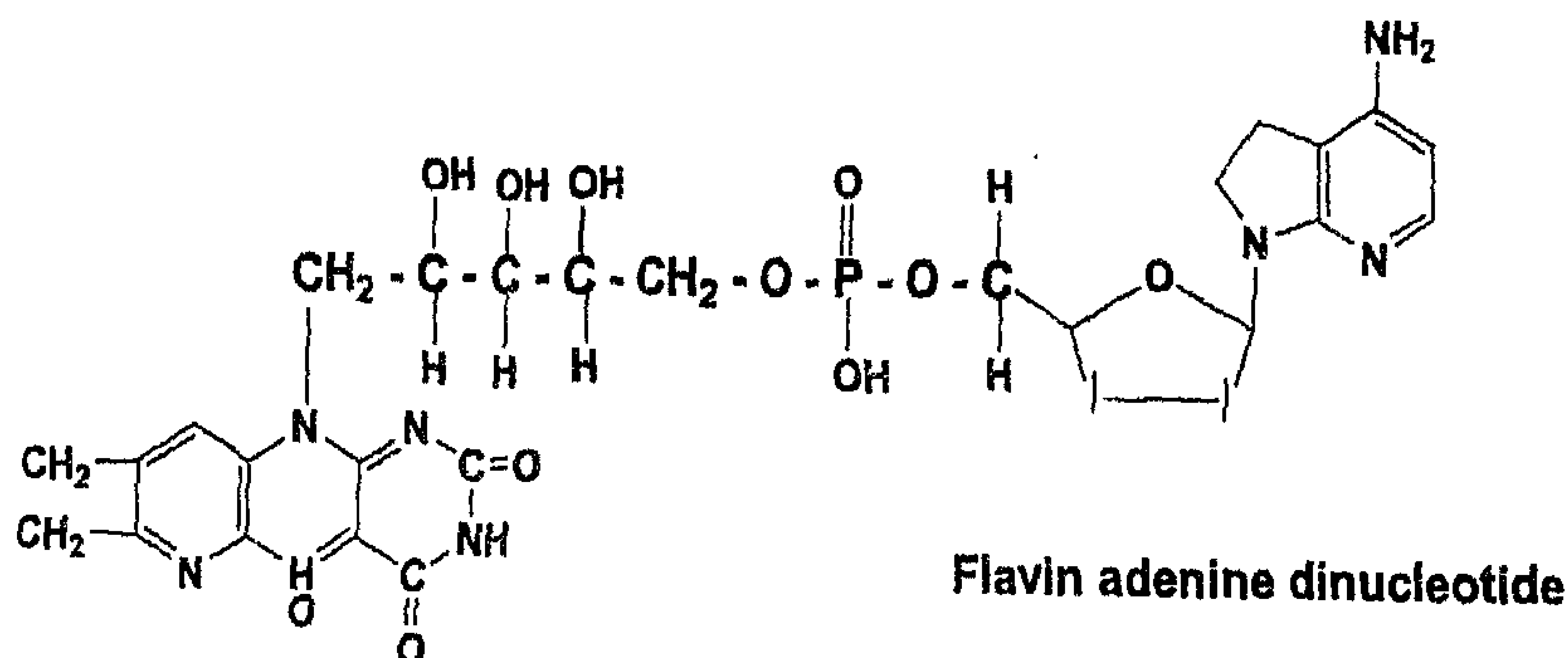


ومن أمثلة الإنزيمات التي ترتبط بقرين الإنزيم FAD ، إرتباطاً قوياً :

١- إنـــزيم succinate dehydrogenase ، الــذي يؤكسـد السكسـنيت إلـــي فيوماريت ، في دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل ، حسب :



٢- وإنـــزيم damino acid oxidase ، وإنزيمـــات Cytoch. Reductase , nitrate reductase , xanthine oxidase وغيرهـــا وأمكن فصل المجموعـــة الإضـــافية Prosthetic group ، ووجـدت أنهـــا عبارة عن مركب Flavin adenine dinucleotide .

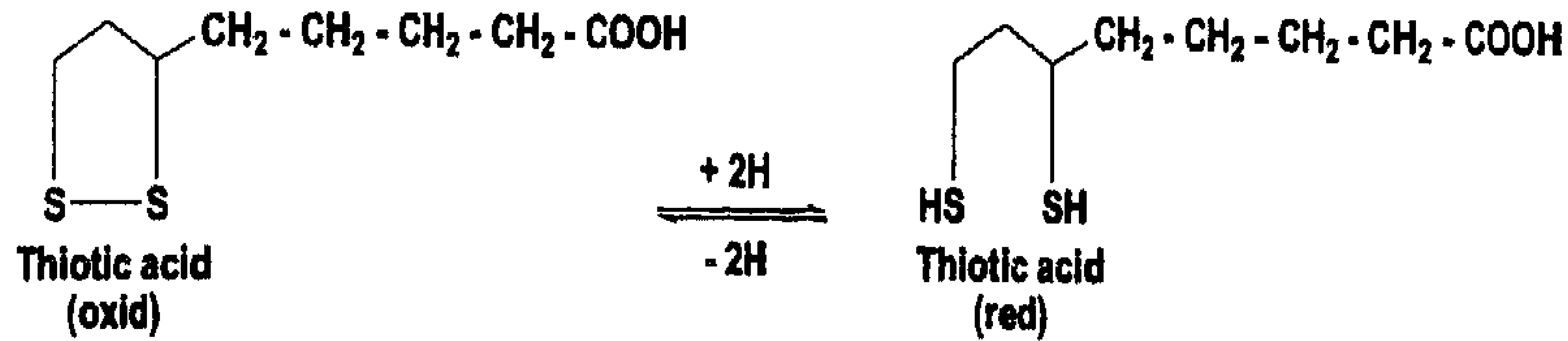


Flavin adenine dinucleotide

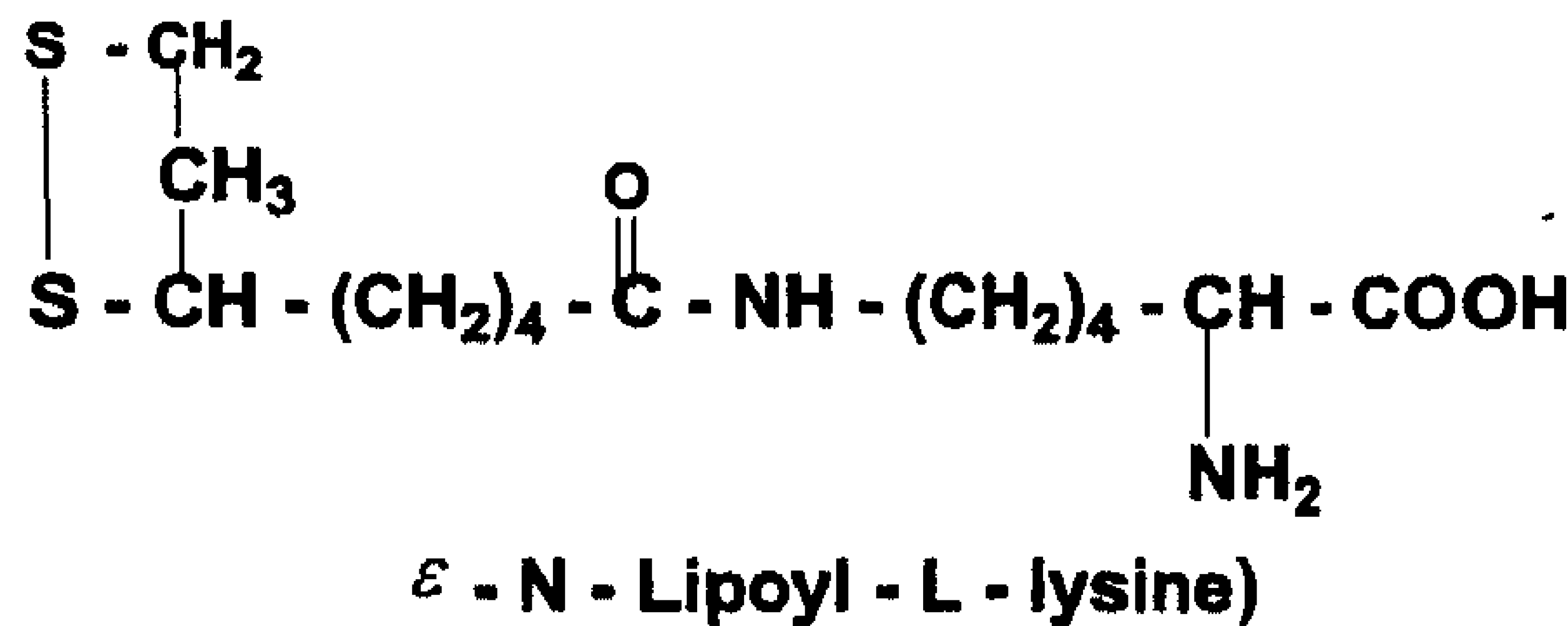
جـ - قرين الإنزيم Thioctic acid

ويعرف بحمــض الليبويــك Lipoic acid (Lipoate) ، وهــو قــرين إنــزيم أكسدة وإختزال ، يعمل كحامل لنقل الهيــدروجين ، بالإضــافة لمجموعــة أسـيل ، فـــي نفـــس الوقـــت ، Hydrogen + Acyl group carrier ، وهـــو واســـع الإنتشـــار فـــي الخلايـــا ، والأنســـجة النباتيـــة ، النشـــطة فسـيولوجياً ، والقـــرين المؤكسد ذو لون أصفر ، وله طيــف إمتصـــاص عنـــد طـــول موجـــة ٣٣٥ nm ،

يعزي إلي وجود الحلقة الخماسية فى الصورة المؤكسدة ، وتكوين رابطة ثنائي الكبريتيد نتيجة الإختزال ، وتكون مجاميع السلفاهيدريل SH – كما يوضحة الشكل التالي :



ويرتبط قرين الإنزيم Thioctic ، بالبروتين الإنزيمي ، عن طريق تكوين رابطة ببتيدية ، مع المجموعة الأمينية ، لإحدى وحدات حمض Lysine الأميني بالبروتين ، عند الموضع ابسيلون ε كالآتي :



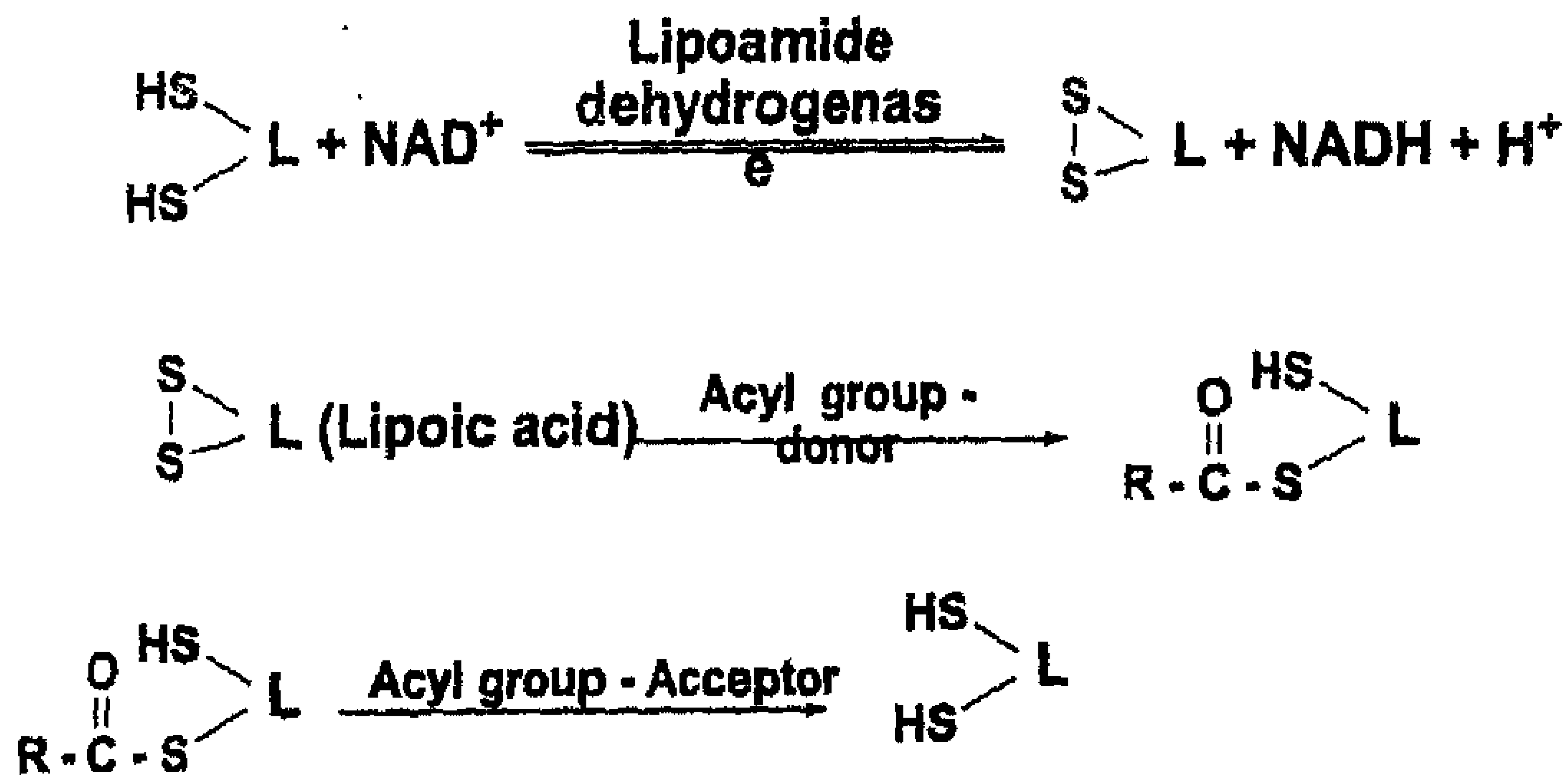
ε - N - Lipoyl - L - lysine)

ومن أمثلة الإنزيمات المرتبطة بقرين الإنزيم Thioctic ، إنزيم Pyruvate dehydrogenase ، حيث يعمل الإنزيم على أكسدة ، ونزع ، ثاني أكسيد الكربون ، من حمض البيروفيك decarboxylation oxidative ، في نفس الوقت ، وتكوين Acetyl CO~A

ويتم أكسدة حمض البروفيك ، وإختزال القرين الإنزيمي Thioctic ، خلال هذه العملية ، بفعل إنزيم Thioctic acid dehydrogenase (Lipoate dehydrogenase) • ويصحب عملية الإختزال ، عادة ، ربط مجموعة الأسيل ، من مادة التفاعل Pyruvate ، بالمجموعة الكبريتية ، في الموضع ٦ ، ويعود القرين الإنزيمي Thioctic المختزل ، إلي الصورة

المؤكسدة ، من جديد ، عن طريق نقل ذرتـي الهيـدروجين ، التـي يحملهـا ، إلـي مستقبل آخر ، هو ، عادة ، NAD^+ ، ويبدأ نشاطة من جديد .

أما مجموعة أسـيل مـادة التفاعـل ، المرتبطـة بالمجموعـة الكبريتيـة ، للقـرين الإنزيمـي ، فتنتقـل إلـي مسـتقبل acceptor آخـر ، وتتحـرر بـذلك المجموعة الكبريتية ، للقرين الإنزيمـي ، لكـي يبـدأ نشـاطه الفسـيولوجي ، مـن جديد ، كما يوضح ذلك التفاعلات الآتية :

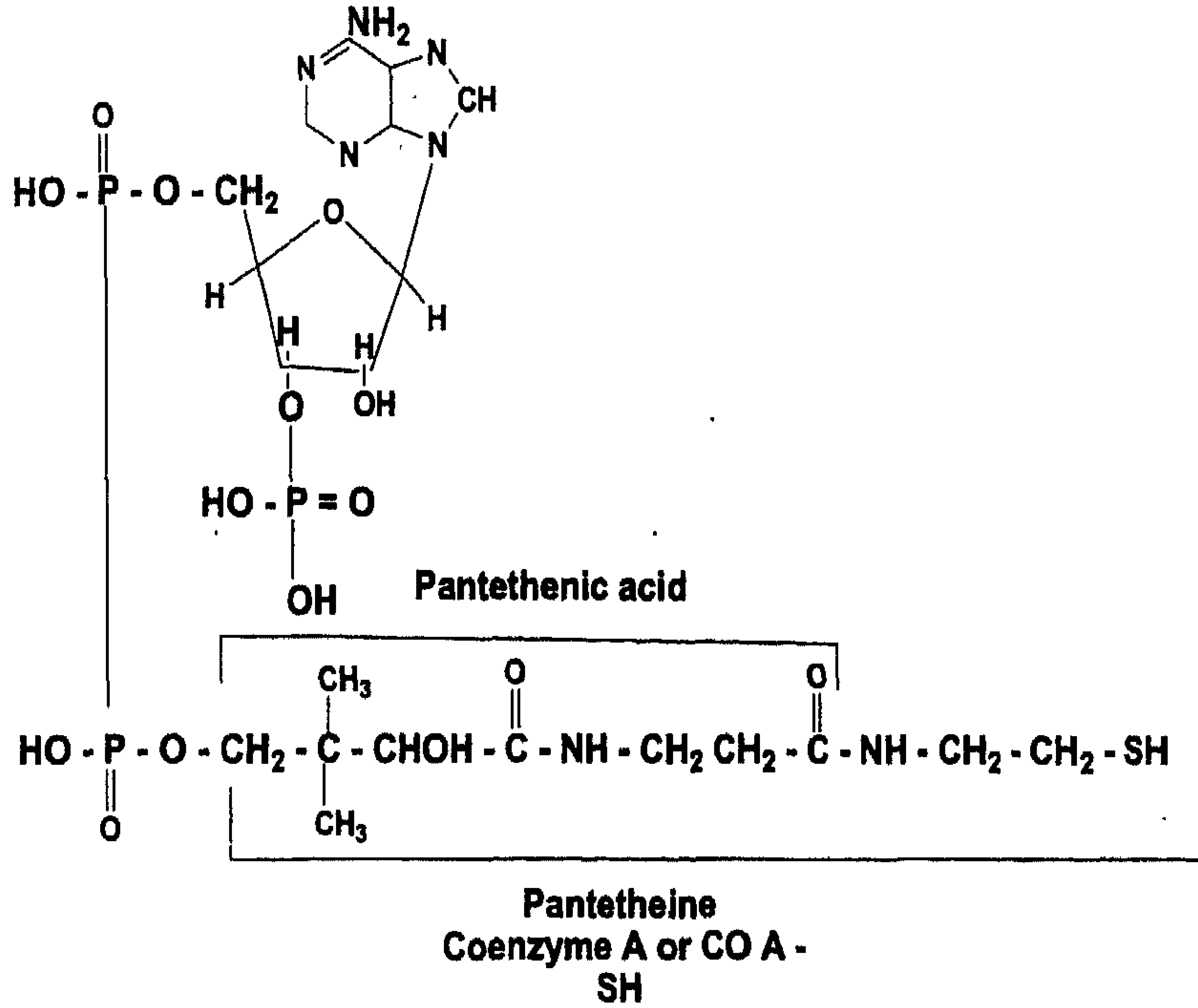


ثانياً : قرائن إنزيمات ناقلة لذرة كربون أو أكثر

Acyl group carrier Coenzyms

وهي قرائن هامة في التحولات الغذائية ، وأهمها :

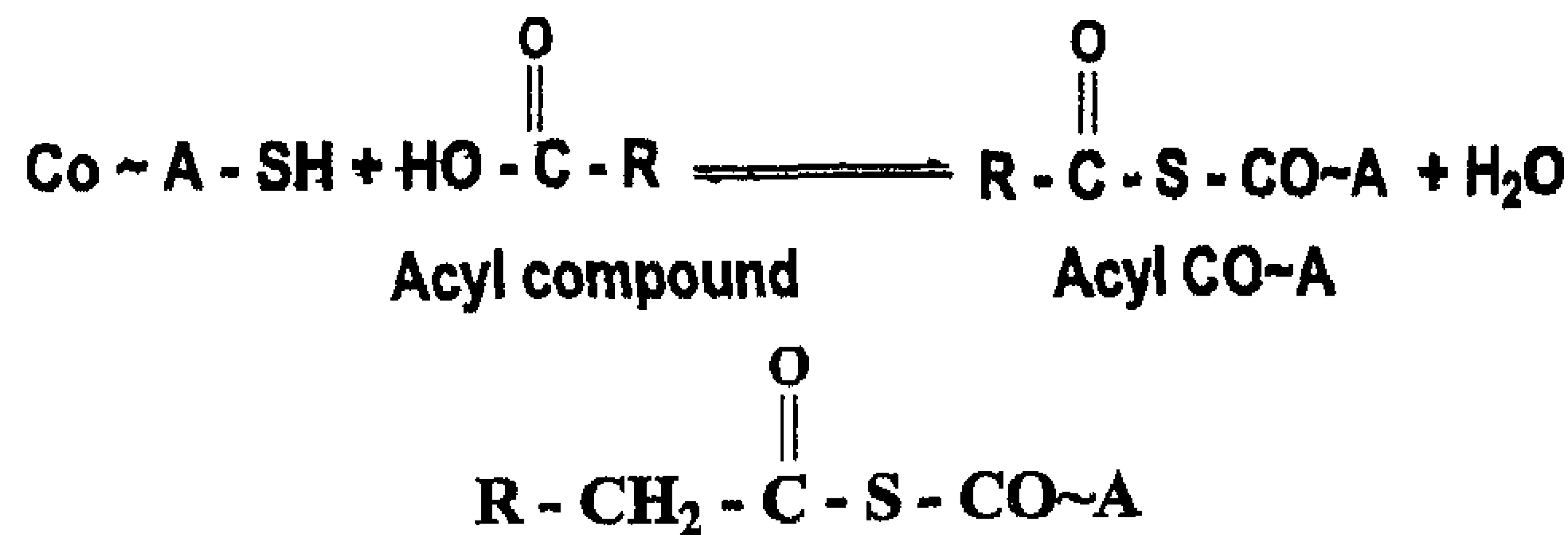
١- **قـرين الإنـزيم A (CO~A)** وهـو أهمهـا ، ويحتـوي فـي تركيبـة ، بالإضـافة إلـى مجموعـة β alanine وفيتـامين ب (Vitamine B) ، وحمض Pantothenic ، ومجموعـة الفوسـفات ، فإنـة يحتـوي علـي قاعدة أدنـين ، وسـكر ريبـوز • وتنحصـر مجموعتـه الفعالـة ، عنـد المجموعـة الكبريتيـة Sulfhydryl group • وقـرين الإنـزيم A عـديم اللون ، ذو حزمة إمتصاص ضـوئية عنـد الطـول المـوجي ٢٥٧ nm ، تعزي لوجود قاعدة الأدنين • وقد أمكن عـزل هـذا المركـب ، ومعرفـة تركيبة الكيماوي ، فى حـوالى منتصـف القـرن العشـرين علـى النحـو التالي :



Pantetheine
Coenzyme A or CO A - SH

وتـتلخص آليـة عمـل قـرين الإنـزيم A ، فـي نقـل ، أى مـنح ، أو إسـتقبال مجموعـة أسـتيل Acetyl (Acetylated and deacetylated) ، تمامـاً مثـل مجموعـة البيريـدين نيوكليوتيـد فـي NAD^+ ، عنـد أكسـدته ، أو اختزالة ،

وتتكوين الإسترات الكبريتيـة thioesters مـع الأحمـاض الكربوكسـيلية ، باتجاه المجموعه الكبريتيـة thiol groups لقـرين الإنـزيم A مـع المجموعـة الأسيلية التي تنقلها حسب :



$$R - CH_2 - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - S - CO{\sim}A$$

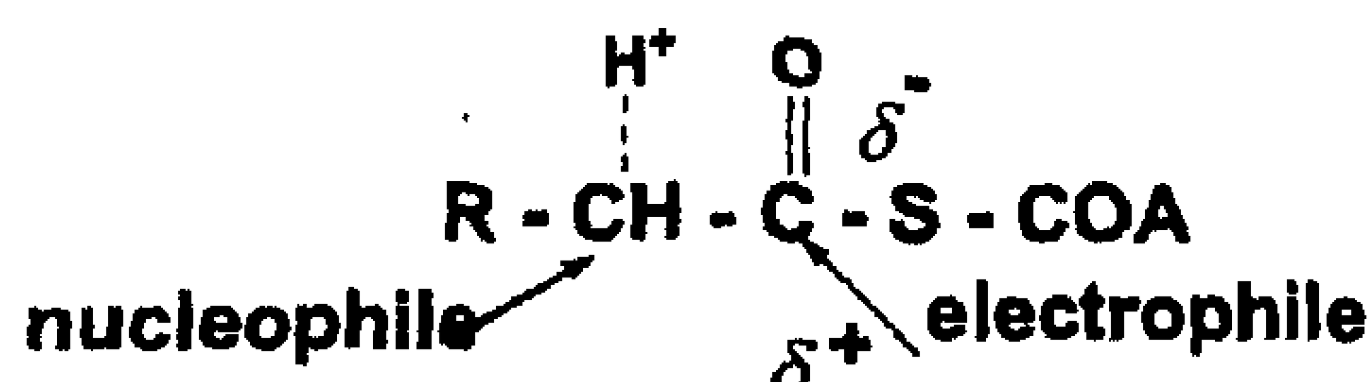
وهي ، أي الإسترات الكبريتية ، مركبات في صور غير ترددية resonating forms ، على عكس الإسترات الأوكسجينية ، التي تطلق إلكتروناتها بسهولة • حيث يرجع التردد ، إلي حركة الإلكترونات ، فوق الهيكل الذري ، للجزيئات • والكبريت ، كما هو معلوم ، لا يفقد إلكتروناته بسهولة ، لتكوين روابط زوجية .



كما تتميز الإسترات الكبريتية بالخاصية الكربونيلية Carbonyl characters القلوية ، وهي ذات محتوى عال من الطاقة ، يُمكّنها من أداء وظيفتها الفسيولوجية بكفاءة كاملة ، ونقل الطاقة ، مثل مجموعة الاستيل Acetyl group ، من الخلات إلي الأمينات ، نظراً لوجود شحنة كهربية موجبة علي ذرة كربون مجموعة الكربونيل • وعلى ذلك ، تميل ذرة الهيدروجين ، المرتبطة بذرة كربون الوضع ألفا α-Carbon ، إلي الإنفصال عنها ، في صورة بروتون H^+ ، تاركة شحنة جزيئية سالبة O^- على ذرة الكربون ، المجاورة لمجموعة الكربونيل • وهذا الوضع المحب للشحنات الموجبة nucleophillic site ، يجذب ، أويميل للإتحاد مع ، أي مركب محب للإلكترونات electrophile ، مثل ثاني أكسيد الكربون ، أو Acyl •COA

وعلى العكس من ذلك ، يميل كربون الكربونيل ، وهو موضع محب للإلكترونات electrophile ، إلي جذب أي مركب محب للشحنات الموجبة nucleophile ، والإتحاد معها ، مثل الماء ، والمركبات الكبريتية thiol compounds ، وحمض الفوسفوريك ، التي تحل محل المجموعة -SH- CO~A• ونظراً لوجود شحنة جزئية موجبة على كربون الكربونيل ، فإن ذرة الهيدروجين المرتبطة بذرة كربون الوضع ألفا (α-carbon) تميل للإنفصال عنها في صورة بروتون (H^+) تاركة شحنة جزئية سالبة على هذه الذرة الكربونية المتاخمة لكربون الكربونيل • وهذا الوضع النيوكليوفيلي

nucleophilic site ، أى المحب للشــحنات الموجبــة ، يكــون هــدفاً لجــذب أى مركب إلكتروفيلي ، أى المحب للإلكترونـــات (electrophile) مثــل ثـــاني أكســيد الكربون أو acyl – COA ، كما ســبق أن ذكرنـــا ، وعلـــى العكــس مـــن ذلــك يكون كربون الكربونيل – وهو موضـــع الكتروفيلـــي محـــب للإلكترونـــات ، يكـــون هدفاً لجذب ، أو الإتحاد مع ، أى مركب نيوكليوفيلي ،



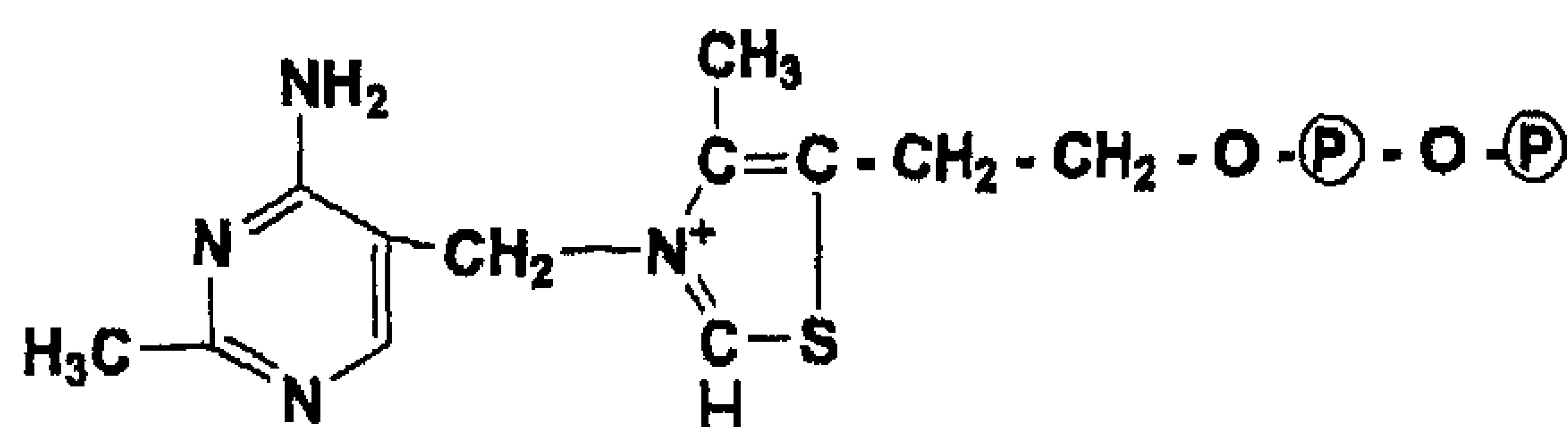
٢–الثيامين بيروفوسفات **Thiamine Pyrophosphate TPP :**

ويعرف بفيتـــامين B_1 ، وهـــو قـــرين إنـــزيم ، لـــبعض الإنزيمـــات التـــي يساعد في فصل ، وتحرير ، مجموعـــة كربوكســـيل واحـــدة ، أو أكثـــر ، لحـــامض عضوي ،

ومن أمثلة الإنزيمات الناقلة لـــذرة كربـــون واحـــدة ، إنـــزيم α Keto (oxo) acid decarboxylase و α Oxo acid oxidase ،

ومن أمثلة الإنزيـــات الناقلـــة لـــذرتين كربـــون ، مـــن خـــلال المجموعـــة الكيتونيـــة ، لأى مركـــب عضـــوي ، إنـــزيم Keto tramnsferase (trans ketolase) ،

وقرين الإنزيم TPP واسع الإنتشار ، في الخلايـــا النباتيـــة ، ويوجـــد بصـــورة حرة وبتركيزات مرتفعـــة نســـبياً ، وخاصـــة فـــي حبـــوب النجيليـــات ، ويوضـــح الشكل التالي التركيب البنائي لهذا القرين،

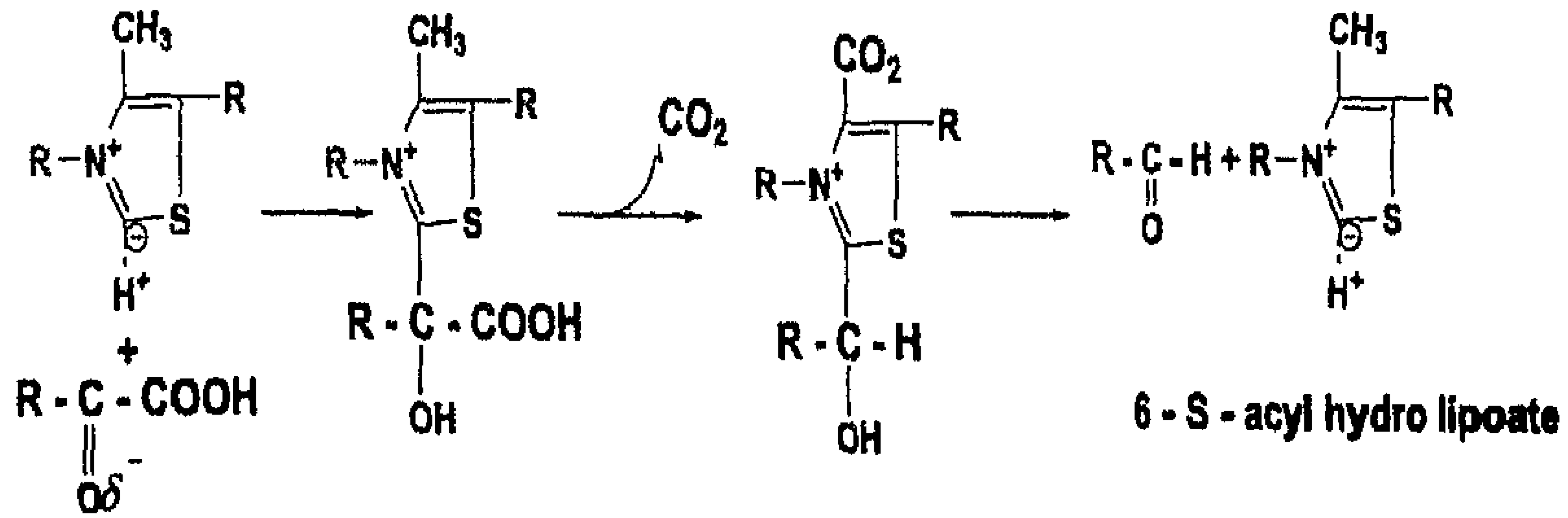


بيروفوسفات ثيامين **(thiamine pyrophosphate , or TPP)**

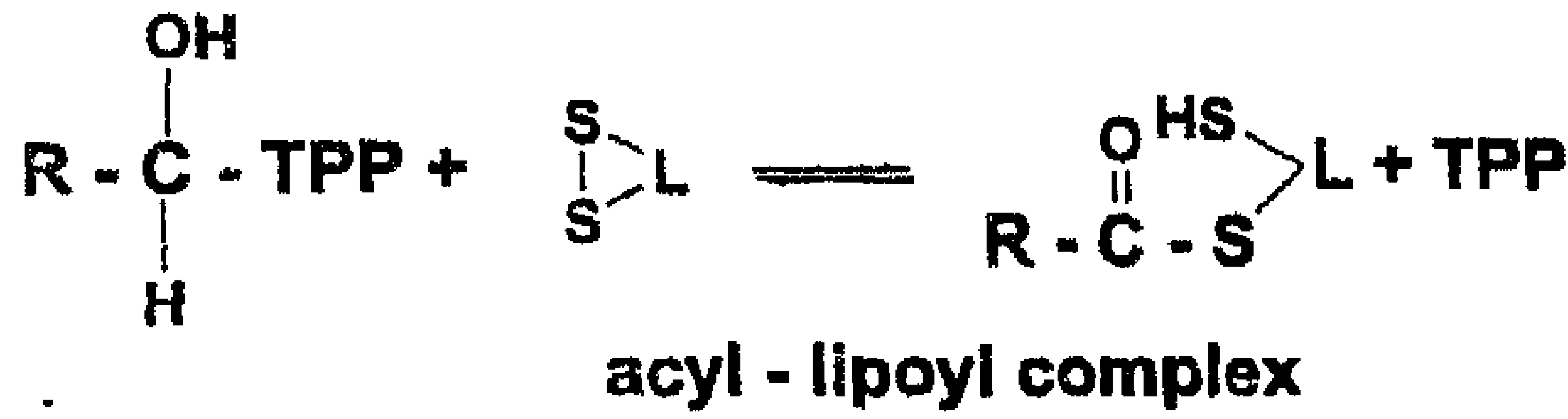
ويتضح من التركيب ، أن ذرة الكربون الواقعة بين ذرة النتروجين والكبريت ، من حلقة thiazole ring ، أي ذرة كربون رقم ٢ ، بجزئ البيروفوسفات ، هي الذرة الفعالة ، في الجزئ ، حيث تتأين بسهولة ذرة الهيدروجين ، المحولة عليها ، إلي بروتين موجب H^+ ، ينفصل عن ذرة الكربون ، وينطلق منها ، تاركاً شحنة سالبة على هذه الذرة ، أي تتحول ذرة الكربون إلي أنيون Carbonion ، وهو محب للشحنات الموجبة ، يساعد في جذب كربون مجموعة الكربونيل ، المحبة للشحنات السالبة ، والإتحاد معها ، مكوناً مركب اضافي additional product ، يعاد به توزيع الإلكترونات ، ثم تتعادل الشحنات الإلكترونية ، وتفصل ، وتتحرر ، ذرة الكربون ، أو أكثر ، من المركب العضوي ، بطريقة أخري ، ويتحدد مصيرة ، تبعاً لنوع البروتين الإنزيمي ، المرتبط به ، وأثرة الفسيولوجي ،

<u>آلية فصل ذرة الكربون من الحمض العضوي</u>

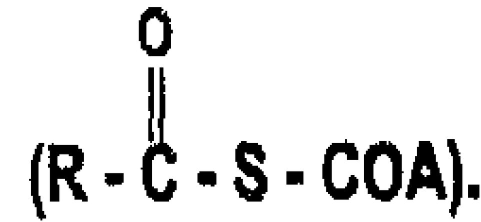
١. تنجذب ذرة كربون مجموعة الكربوكسيل ، في الحمض العضوي ، (ذرة محبة للشحنات السالبة) نحو أنيون ذرة الكربون السالبة (المحبة للشحنات الموجبة) في جزئ القرين الإنزيمي TPP ، ويتكون مركب معقد منها بالإتحاد معاً ،
٢. تتحرر مجموعة الكربوكسيل ، على صورة ثاني أكسيد الكربون ، ويتكون α hydroxy alkyl TPP ، الذي يعيد ترتيب إلكتروناته ، ويعود لحالة الإستقرار ،
٣. يتحول α hydroxyl alkyl TPP إلي نواتج أخري ، تبعاً لنوع البروتين الإنزيمي ، المرافق لقرين الإنزيم TPP ، فقد يتحول إلي ألدهيد مقابل ، في وجود إنزيم Decarboxylase ، مع تحرر القرين الإنزيمي TPP ، حسب التفاعل :



وقد يتأكسد Lipoate ، في وجود حمض ، إلي مشتق أسيلي ، تحت تأثير مجموعة إنزيمات أكسدة Oxidase ، مع تحرر TPP حسب التفاعل :



٤. يتفاعل المركب الأسيلي 6 – S – acyl hydro lipoate ، مع قرين الإنزيم A (CO~A) ويتكون المركب الأسيلي للمرافق الإنزيمي A Acyl CO~A ، مع تحرر حمض الليبويك Lipoate



المركب الأسيلي للمرافق الأنزيمي A

٥. وفي وجود إنزيم trans ketolase ، ينقسم المركب الإضافي additional product ، بطريقة أخرى ، مكوناً الألدهيد الناتج ، وتاركاً البيروفوسفات ثيامين ، مرتبطاً بمجموعه الكيتون فقط ، ويكونا معا بيروفوسفات ثنائي هيدروكسي إيثايل ثيامين . والأخير له القدرة على التفاعل ، مع مركب ألدهيدي ، مستقبل للمجموعة الكيتونية ، ليكون مركب إضافي آخر ، سرعان ما ينقسم ، أو يتجزأ ، نتيجة إعادة توزيع الإلكترونات ، إلي ناتج كيتوني ، يزيد ذرتي كربون ، عن المركب الأصلي ، ويتحرر

الأيون الكربوني Carbonion ، بجزئ البيروفوسفات ، من جديد ، كما هو موضح:

$HOCH_2-C-OH$ / $HOCH_2-C-OH$ / R_3

addition product

α,β- dihydroxyethyl - TPP

+ $H-C=O$ / R_3

Ketol donor

product aldehyde

acceptor aldehyde

addition product

product keto compound

آلية فصل ذرتين كربون من الحمض الكيتوني

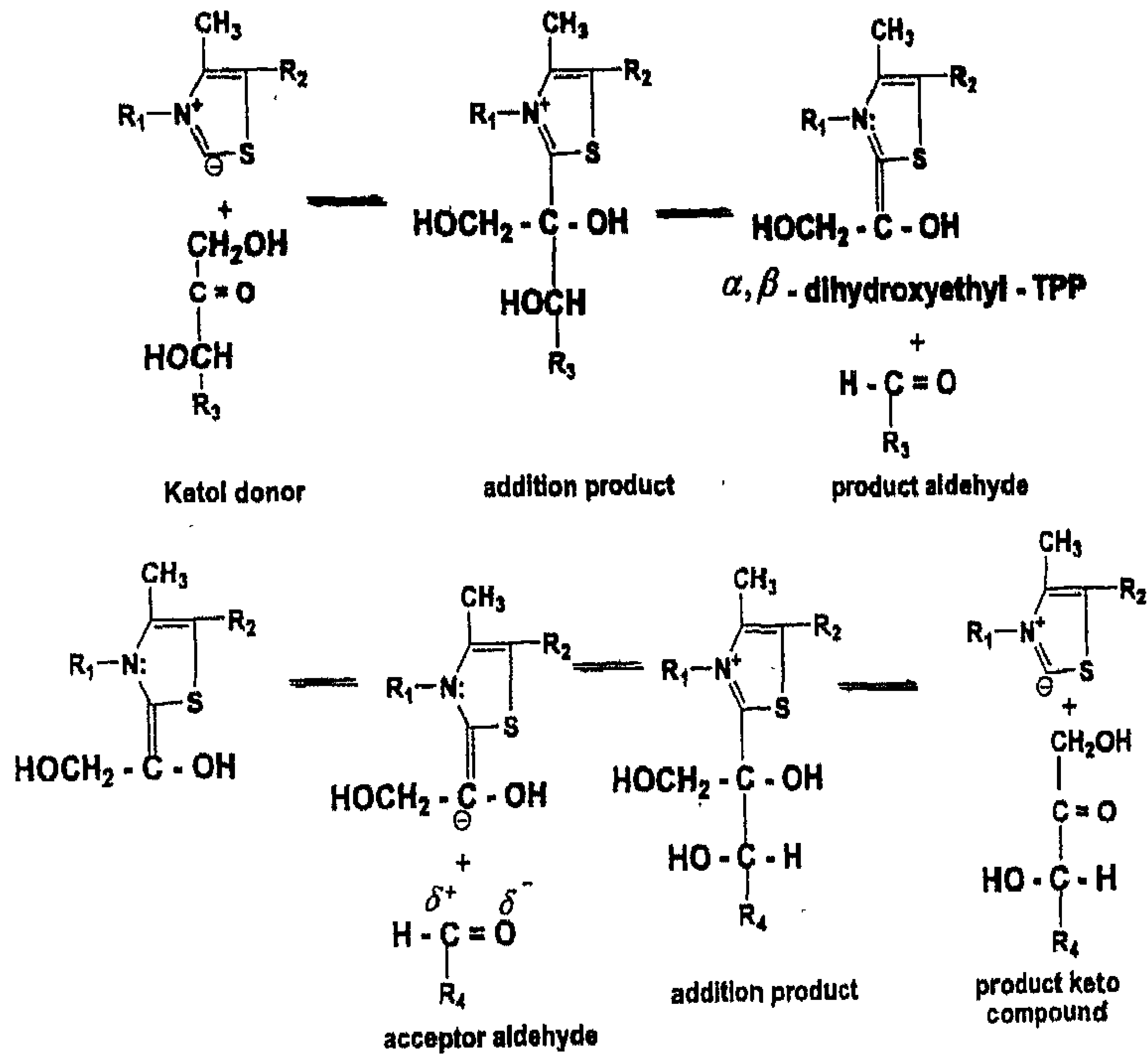
وتتم هذه الآلية بطريقة مشابهة لتحرر ، وفصل ، ذرة كربون الحمض العضوي ، وتتلخص في :

١. تنجذب ذرة كربون مجموعة الكربونيل C = O ، في المركب الكيتوني (ذرة محبة للشحنات السالبة electroplyll) نحو أنيون الكربون السالب ، وهو الأنيون الفعال ، في قرين الإنزيم TPP ، وتتحد معها ، مكونة مركب معقداً

٢. يتجزأ المركب المعقد المتكون ، بسرعة ، وتتحرر منه المجموعة الكيتونية ، مع القرين الإنزيمي TPP ، مكونة α-β

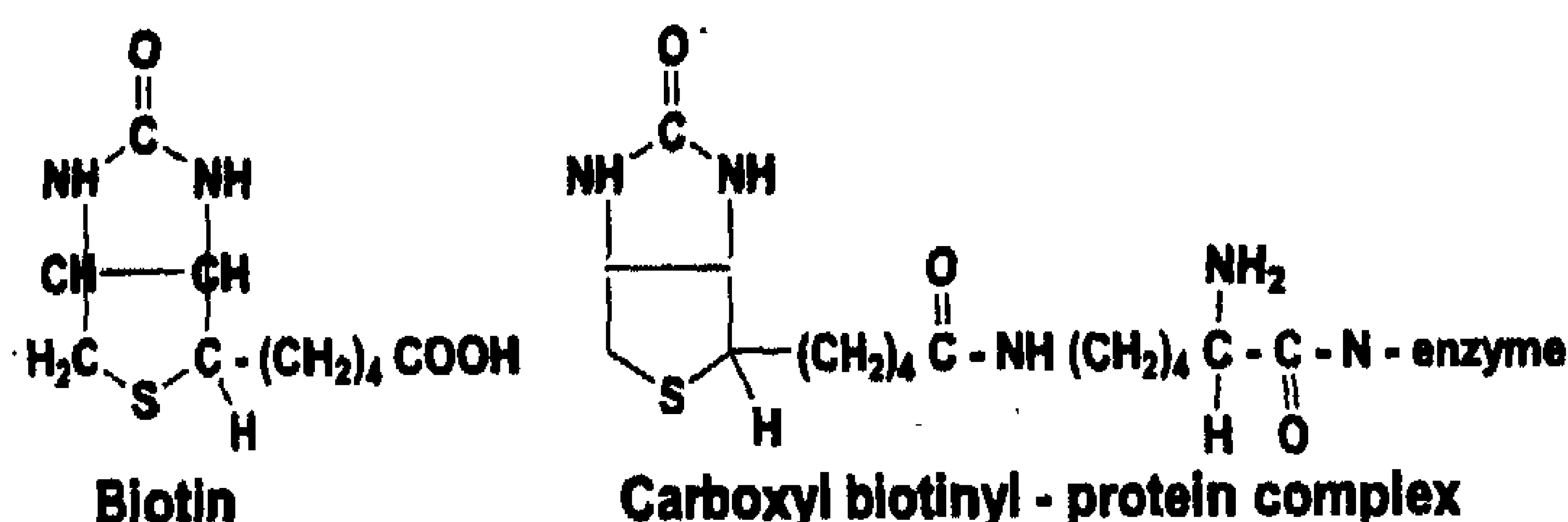
dihydroxyethyl TPP ، وتكـون ، فـي هـذه الحالـة ، نشـطة ، ومستعدة للتفاعل ، مع مركب آخر ، مسـتقبل لهـا ، تاركـاً المركـب العضـوى للمجموعـة الكيتونيـة Keto donor ، ناقصـاً ذرتـين كربون يتحدد مصيرة ، تبعاً لنوع البروتين الإنزيمي المرافق .

٣. تنتقل المجموعة الكيتونيـة ، مـن المركـب الكيتـوني المتكـون α-β dihydroxyethyl TPP (Keto TPP product) إلـى مـادة تفاعل أخري ، مسـتقبلة acceptor للمجموعـة الكيتونيـة ، ويتحـرر ، بذلك TPP ، لكي يبدأ الـدورة مـن جديـد ويوضـح هـذه الآليـة التفاعلات الآتية :



٣- البيوتين Biotin

وهو قرين إنزيمي ، يرتبط برابطة ببتيدية ، مع نتروجين الموضع إبسلون ε أو ٦ ، لوحدة الحمض الأميني ليسين المكونة للأصل البروتيني للإنزيم ε - N - lysine moiety ، ويصبح الإنزيم ، في هذه الحالة ، نشطاً فسيولوجياً ، حيث يساعد في تثبيت ذرة كربون ، غير عضوى ، في رابطة عضوية ، كما تساعد في نقل مجموعة كربوكسيل carrier CO_2 من مركب لآخر ، في عمليات التحول الغذائي ، كما يوضحة الشكل الآتي :

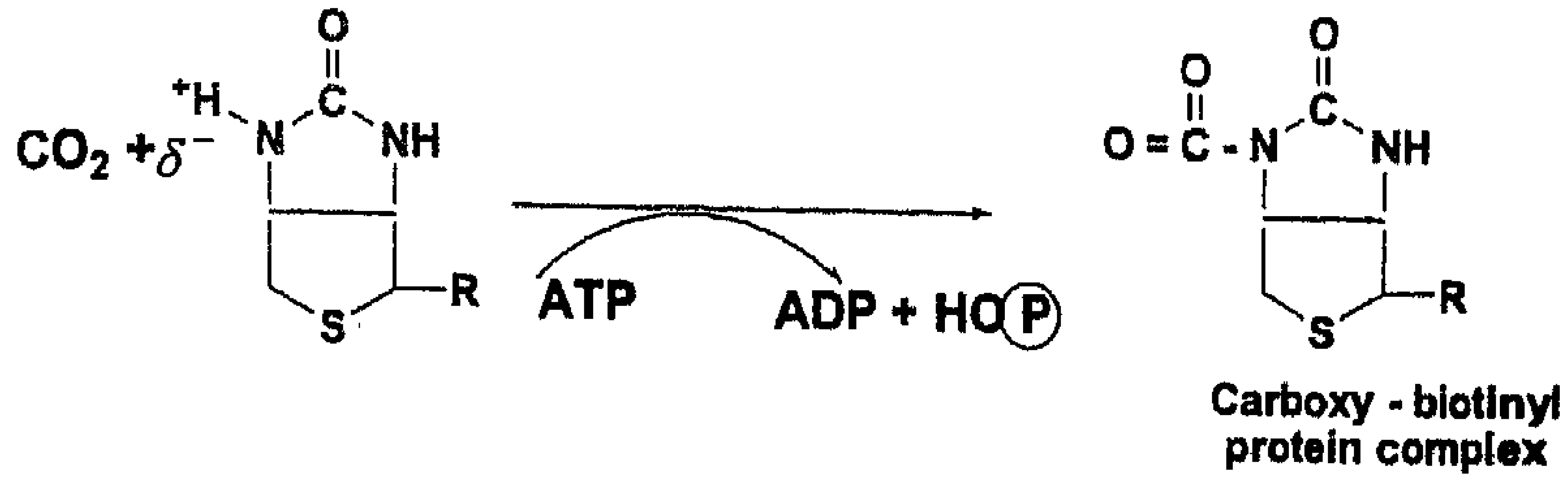


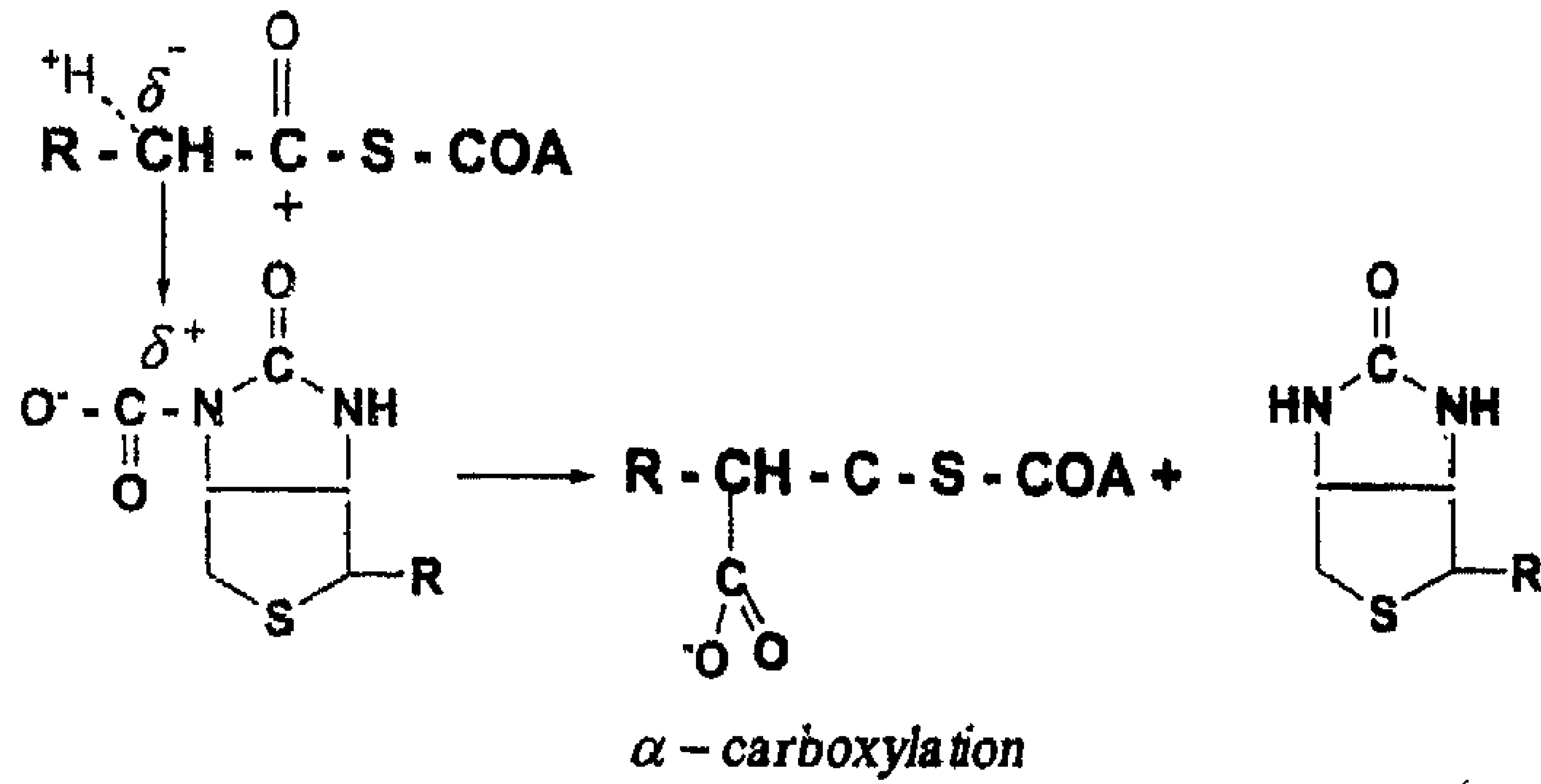
آلية نقل مجموعة الكربوكسيل

وتتم آلية نقل ثاني أكسيد الكربون في الخطوات التالية

١. يتحول ثاني أكسيد الكربون بفعل طاقة جزئ Adenosine Tri Phosphate (ATP) إلي مركب نشط ، يمكنة الإرتباط ، بسهولة ، مع ذرة نتروجين القرين الإنزيمي Biotin ، فيتكون ناتج بيوتين إنزيمي معقد .

٢. يتحرر جزئ ثاني أكسيد الكربون المحب للإلكترونات electrophile من مركب البيوتين الإنزيمي المعقد ، وينتقل إلي ذرة كربون في مركب عضوي آخر كستقبل لها ، بشرط أن تكون ذرة الكربون ، في المركب المستقبل ، ذات موضع نيوكليوفيلي nucleophilic site ، أى محبة للشحنات الموجبة . ويتخلق ، بذلك ، مجموعة الكربوكسيل علي المركب المستقبل .

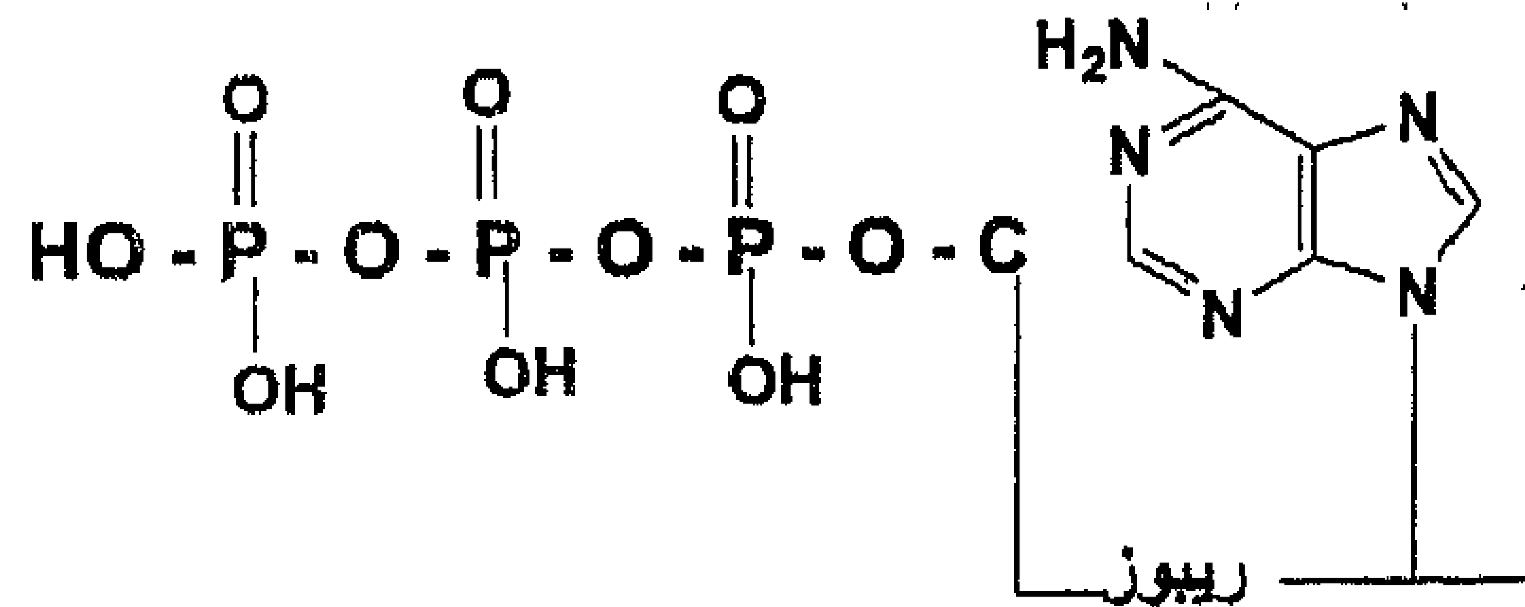




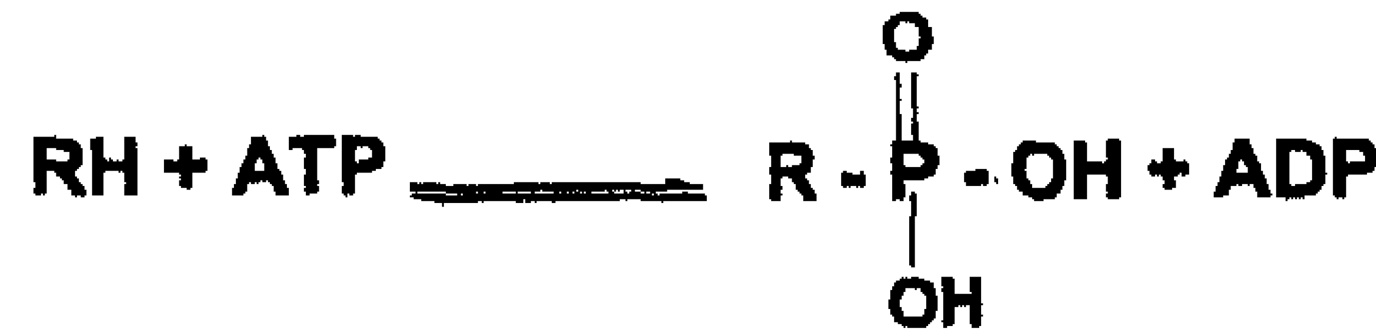
ثالثاً : قرائن إنزيمات ناقلة لمجموعة فوسفات :

١- Adenosine phosphate Coenzyms

يمكن إعتبار مركبات فوسفات أحادية ، وثنائية ، وثلاثية الأدينوزين ، قرائن إنزيمات ناقلة لمجموعة الفوسفات ؛ أى تعطي Donator ، وتستقبل Acceptor ، لمجموعة الفوسفات • وهى توجد كمرافقات إنزيمية ، في جميع الخلايا النباتية النشطة فسيولوجياً ، وقد أمكن فصلهما بالتفريد اللوني Chromatography ، بصورة نقية ، من خلايا النظم الحية ، ومعرفة تركيبها الكيماوي • وهذه القرائن تتركب من حلقة أدينين ، مرتبطة بالسكر الخماسي ريبوز ، ومجموعة فوسفات واحدة في المركب AMP ، أومجموعتين في المركب ADP ، أو ثلاث مجموعات كما في المركب ATP

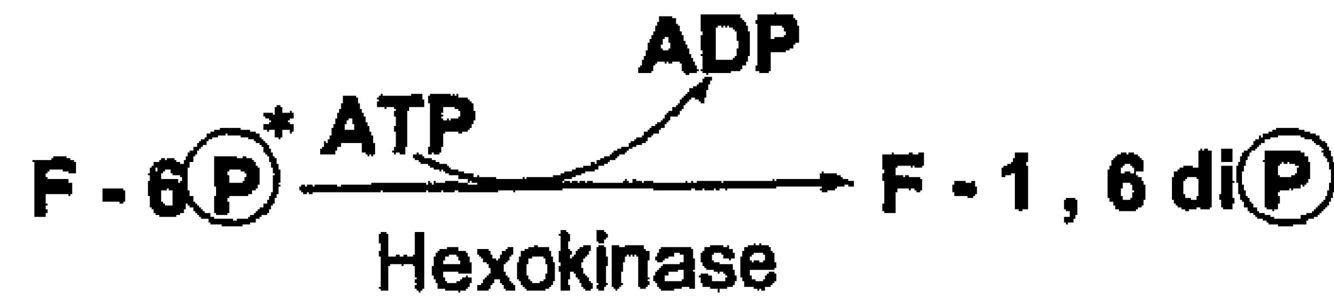


وتتم عملية نقل مجموعة فوسفات من مركب ATP إلى مركبات R مثلاً كالآتي :-





ومن أمثلة الإنزيمات التي تحتاج لقرائن إنزيمات ناقلة للفوسفات ، إنزيمات الهكسوكينز Hexokinase ، التي تساعد بنقل مجموعة فوسفات ، من جزئ ATP ، إلى جزئ سكر سداسي ؛ أى تحتاج إلي ATP كقرين إنزيمي ، ناقل للفوسفات .

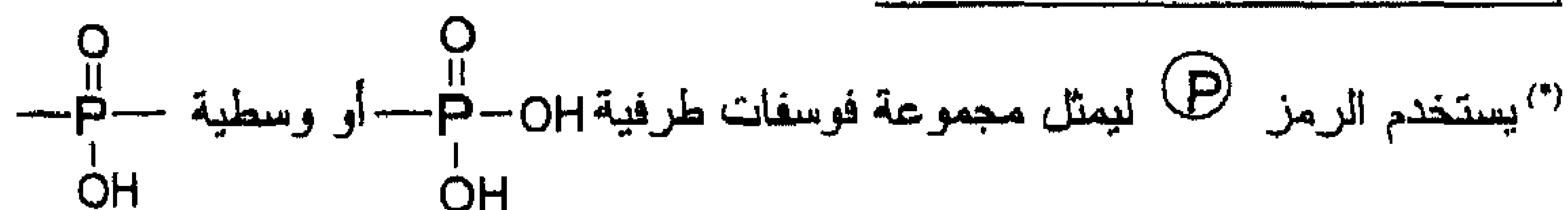


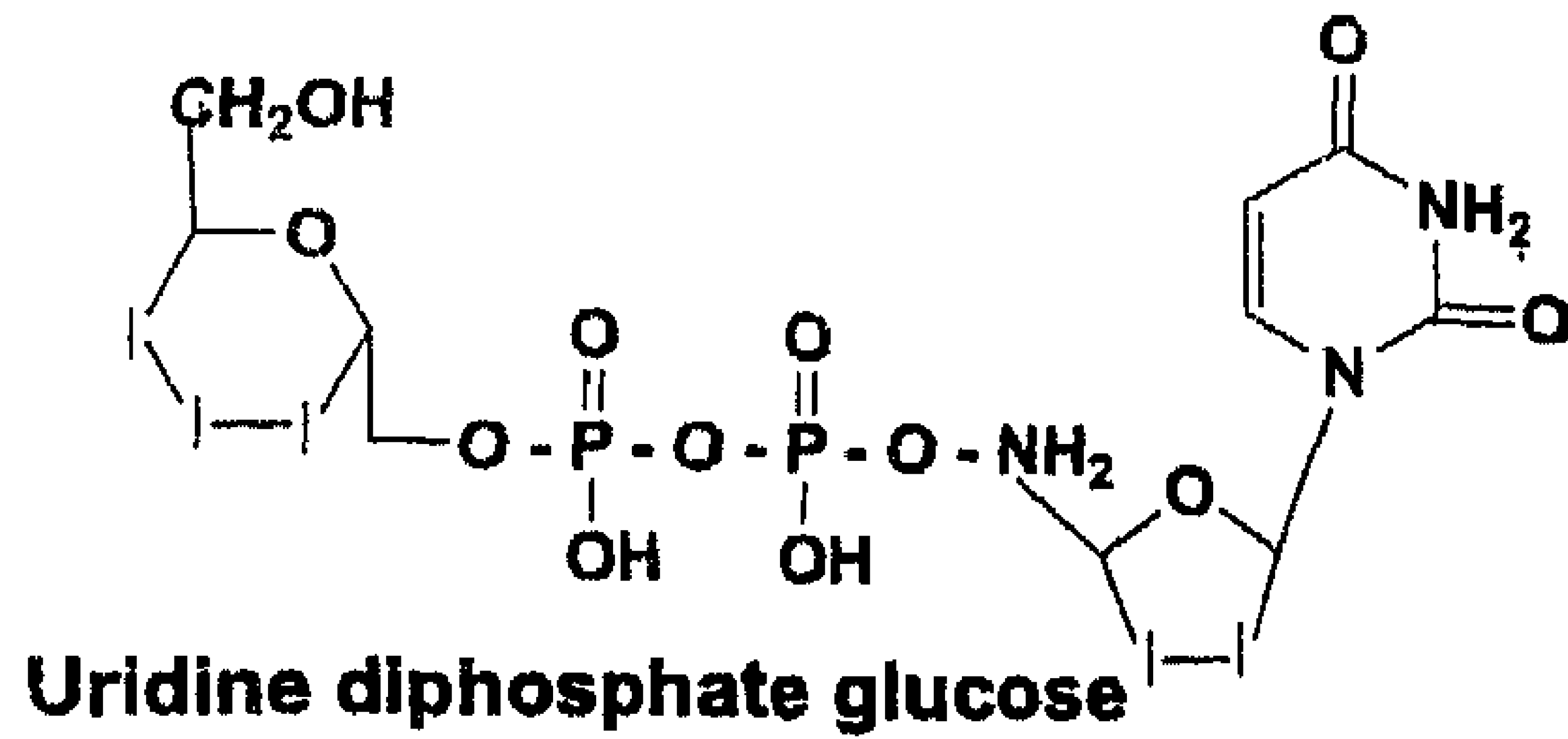
ومن أمثلتها أيضاً ، إنزيمات التحليل الفوسفوري Phosphorylating enzymes ، التي تحتاج إلي قرين إنزيم ATP ولا يتم التفاعل بدونه .

٢- Uridine phosphate Coenzyms

ويرتبط هذا القرين بإنزيمات نقل مجموعة الفوسفات ، من وإلي السكرات ، كما يمكنها نقل جزئ السكر ، في تفاعلات تخليق السكروز ، ويوجد علي صورة Uridine diphosphate glucose (UDPG) ، وتركيبة البنائي على النحو الآتي :-

(*) يستخدم الرمز (P) ليمثل مجموعة فوسفات طرفية أو وسطية

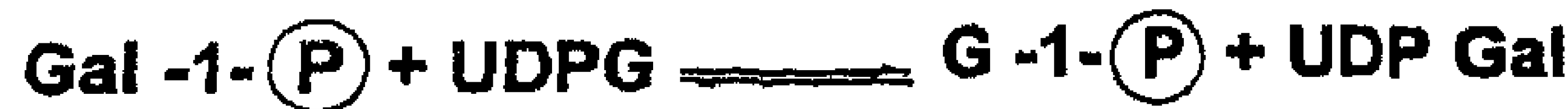




Uridine diphosphate glucose

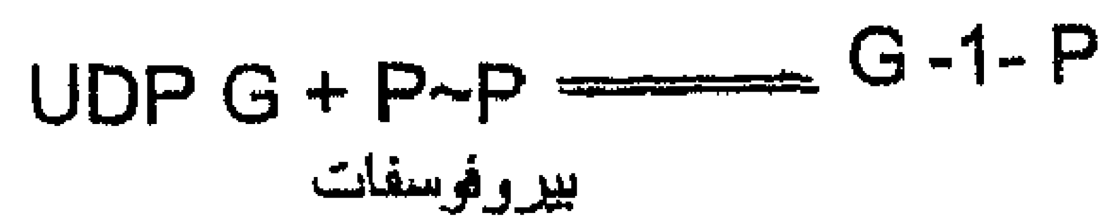
فعلي سبيل المثـال ، يشـترك القـرين الإنزيمـي UDPG ، مـع خلـيط من البروتينـات الإنزيميـة المختلفـة ، لتحويـل الجلوكـوز ١- فوسـفات ، إلـي جالاكتوز ١-فوسفات ، أو العكس ، وذلك على النحو التالي :-

١. **تحـت تـأثير إنـزيم Phospho Galactose – Uridyl transferase** : يتحـول الجـالاكتوز ١- فوسـفات ، إلـي جلوكـوز ١- فوسفات ، فى وجود قرين الإنزيم UDPG



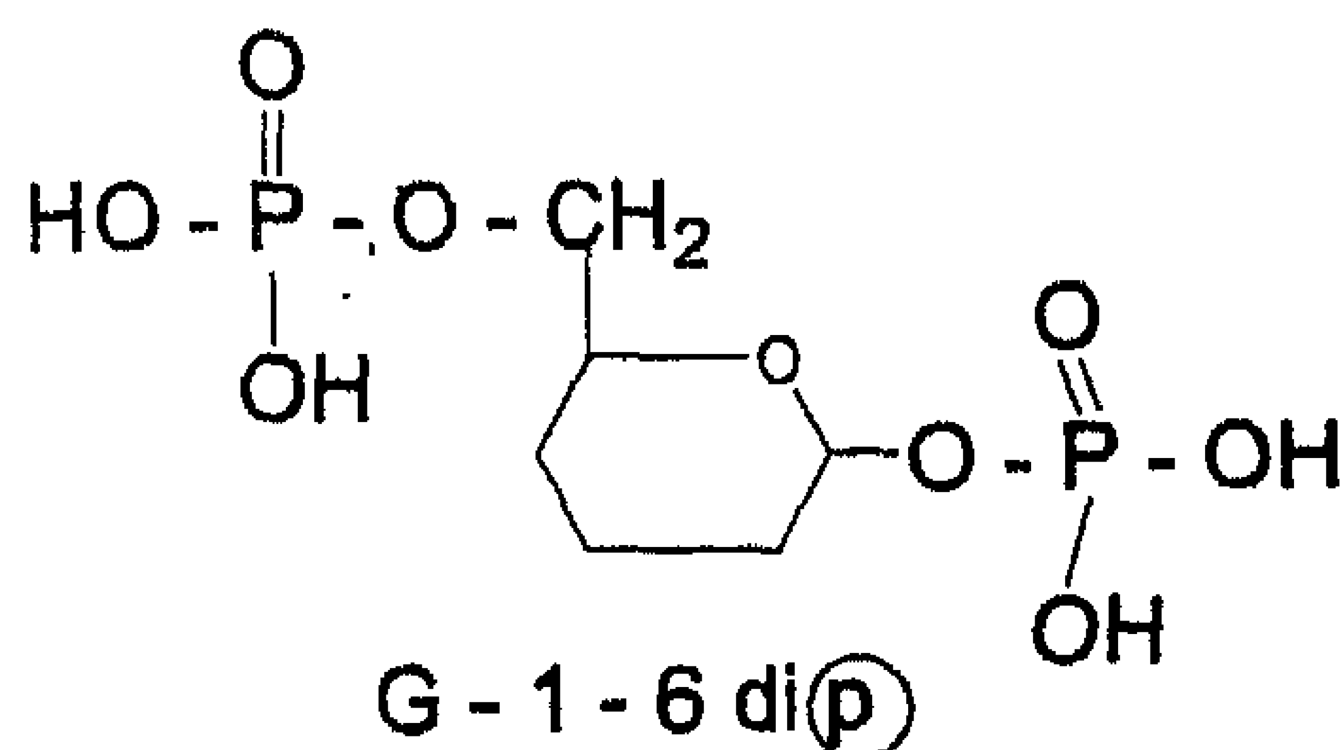
٢. **تحـت تـأثير إنـزيم Galacto Waldenase**: يتحـول UDP Gal إلـي UDPG

٣. **تحـت تـأثير إنـزيم U P~P transferase** : يتحـول UDP G إلـي G – 1 - P



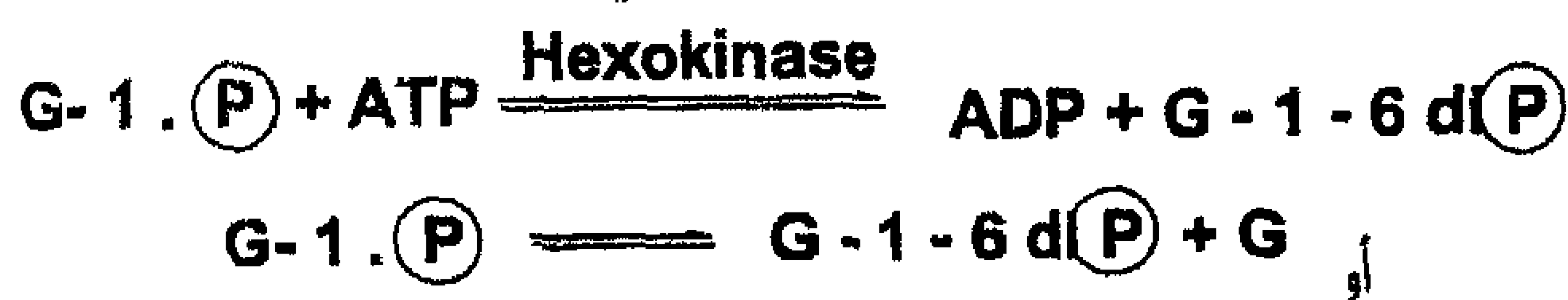
٣- السكر المفسفر Sugar phosphate

قد تعمل بعض السكرات المفسـفرة ، كقـرائن إنزيمـات ناقلـة للفوسـفات مثـل G-1-6dip(P) ، الـذى يعمـل قـرين إنزيمـي لإنـزيم Phosphogluco mutase ، الذي يساعد فى تحويل G-1(P) إلي G-6(P)

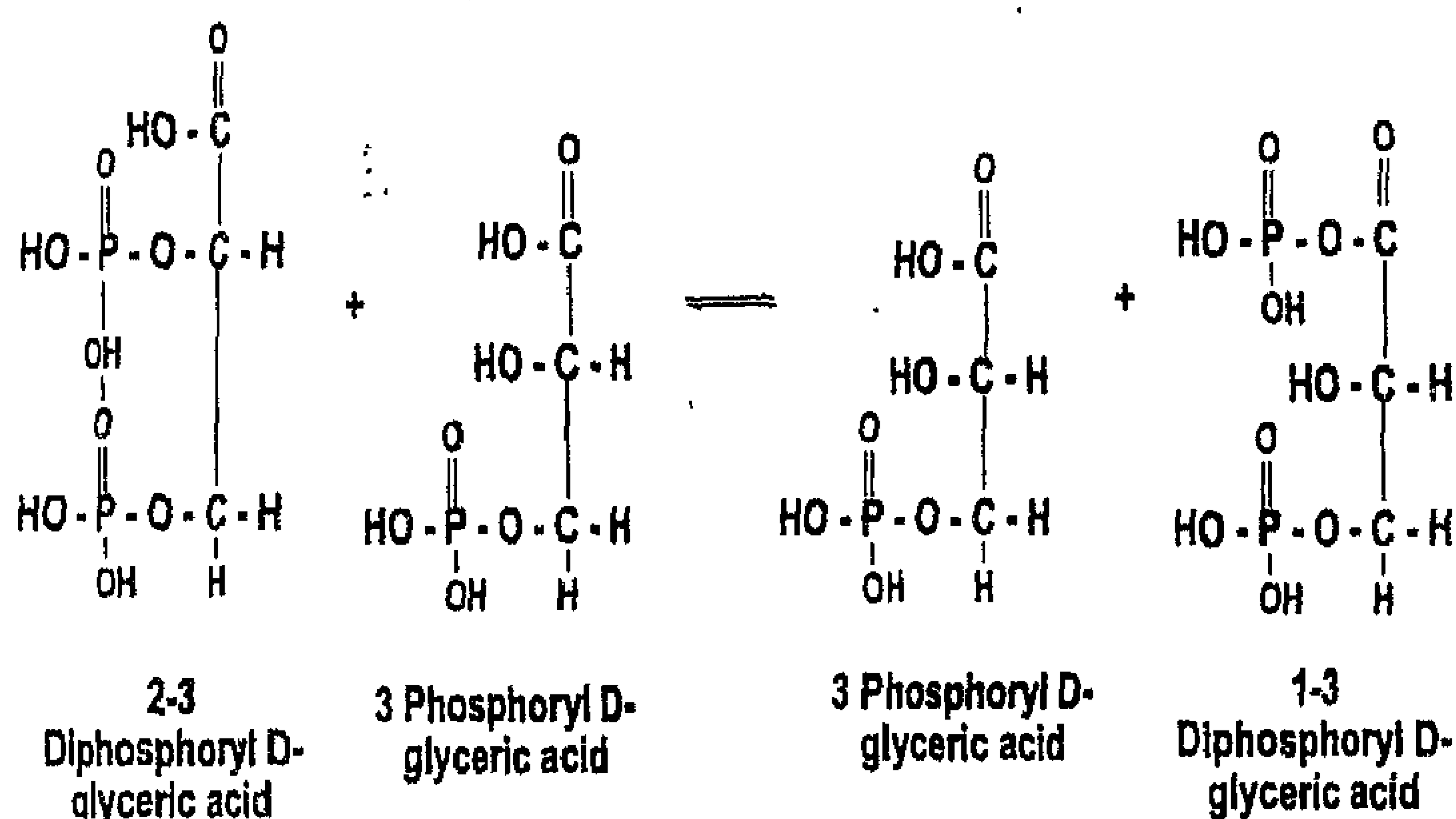


G - 1 - 6 di(p)

ومن الجدير بالـــذكر أن G-1-6di(P) ، يتخلــق تحــت تــأثير الإنــزيم Hexokinase من G-1(P) في وجود القرين الإنزيمي ATP حسب :



ومن أمثلة السكرات الثلاثية المفسفرة ، التــي قــد تعمــل كقــرائن إنزيميــة ، ناقلــة للفوســفات ، الســكر الثلاثــي 3-Phosphoryl D glyceric acid (3PGA) ، وهــو يعمــل كقــرين لإنــزيم 1,3 diPhosphoglyceric acid mutase ، الــذي يســاعد فــي تخليــق 2,3diphosphoglyceric acid ، مــن 1,3diphosphoglyceric acid • ويتم ذلك على النحو الآتي :



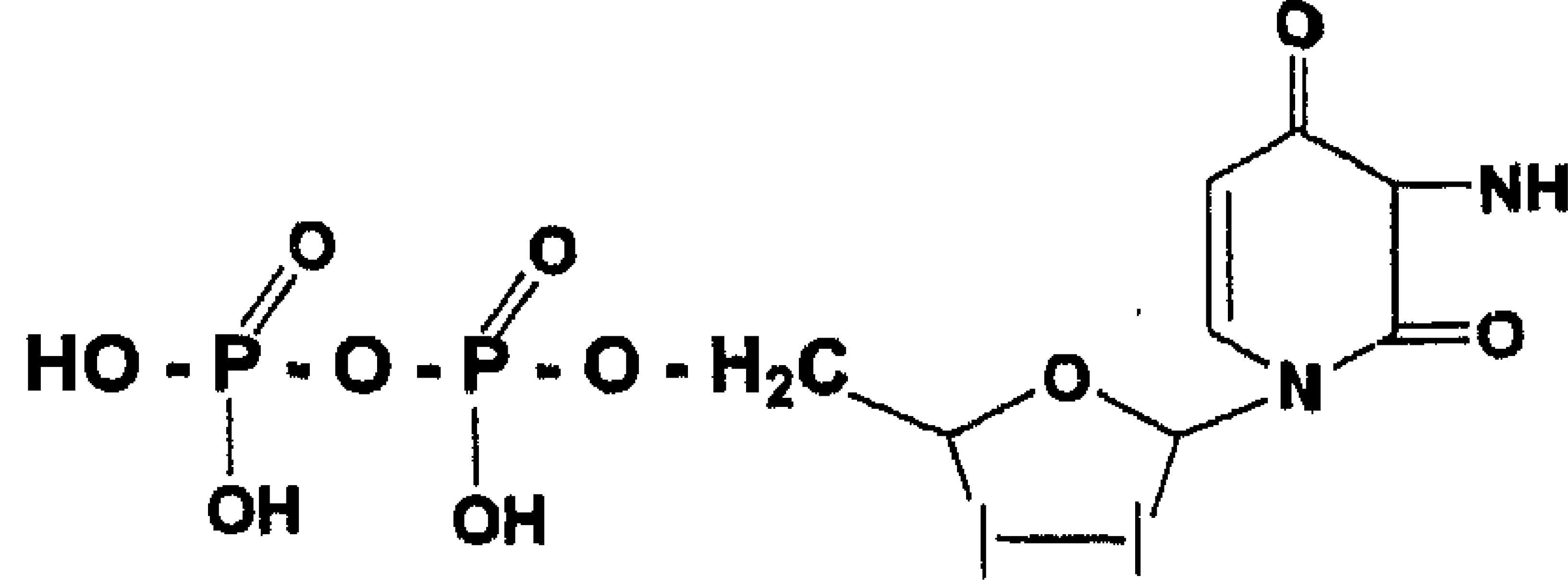
رابعاً : قرائن إنزيمات ناقلة لجزئ سكر :

وهي قرائن إنزيمات مرافقة لبروتينات إنزيمية معقدة ، وأهمها :

١- Uridine phosphate Coenzym

Uridine and Adinine Phosphate Co ~ enzyme

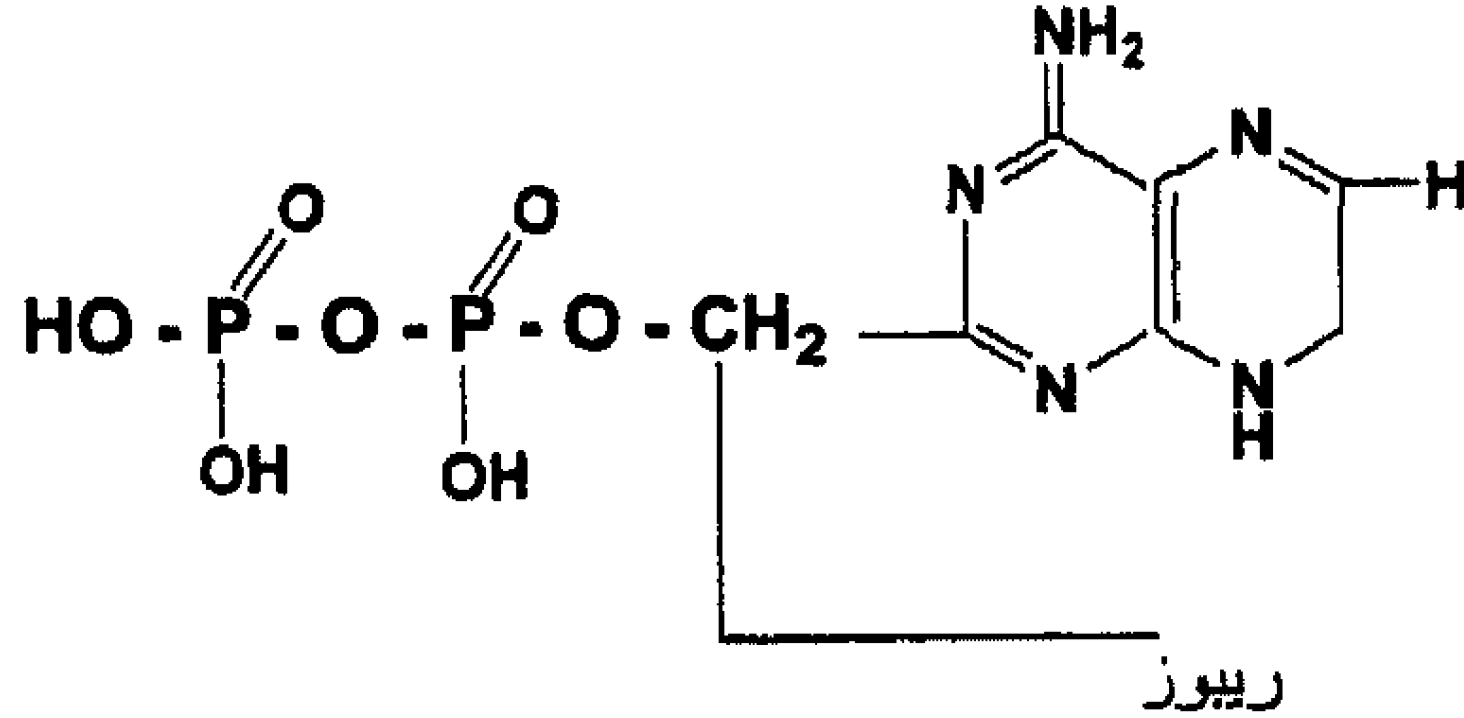
وهو قرين إنزيمي ، مرافق ، غالباً ، لإنزيم Sucrose synthetase ؛ أي إنزيم تخليق السكروز حيث يتم بنقل Glicose - I Ⓟ علي صورة UDPG ، إلي جزئ F - 6Ⓟ ، ويتكاثفان معاً لتكوين السكروز المفسفر ، مع تحرير البيروفوسفات.



التركيب البنائي لقرين UDP

٢- Adinine phosphate Coenzym

وهو قرين إنزيمي مرافق ، غالباً ، لإنزيم تخليق النشا Starch synthetase ، حيث يساعد في نقل جزئ جلوكوز ١- فوسفات ، في صورة ADPG ، إلي سلسلة أميلية مع تحرير البيروفوسفات .



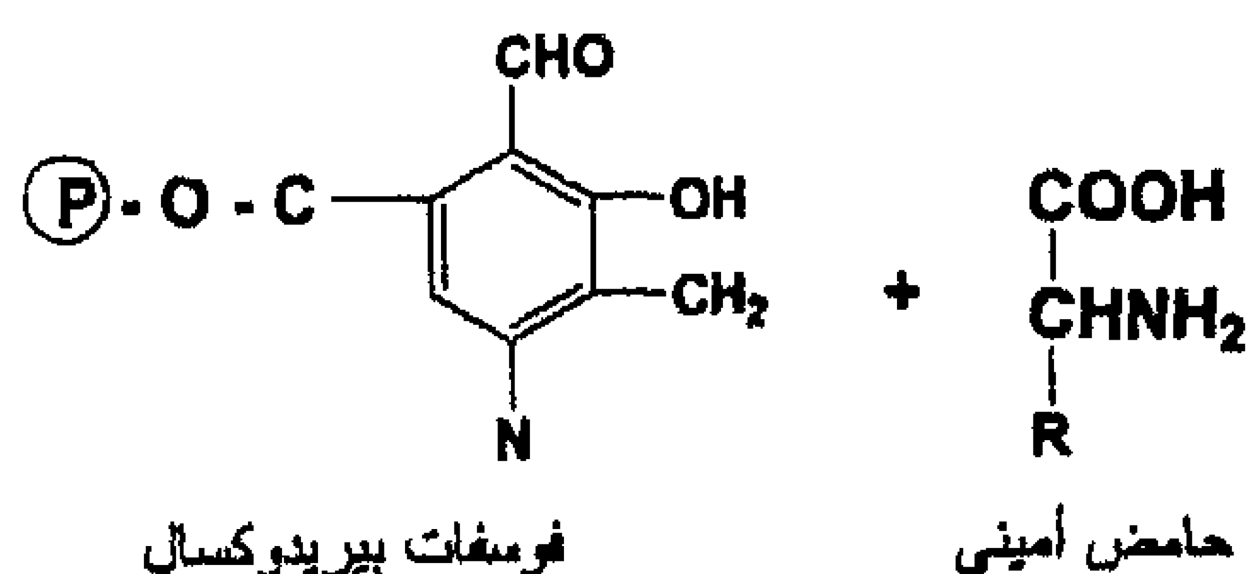
التركيب البنائي لقرين ADP

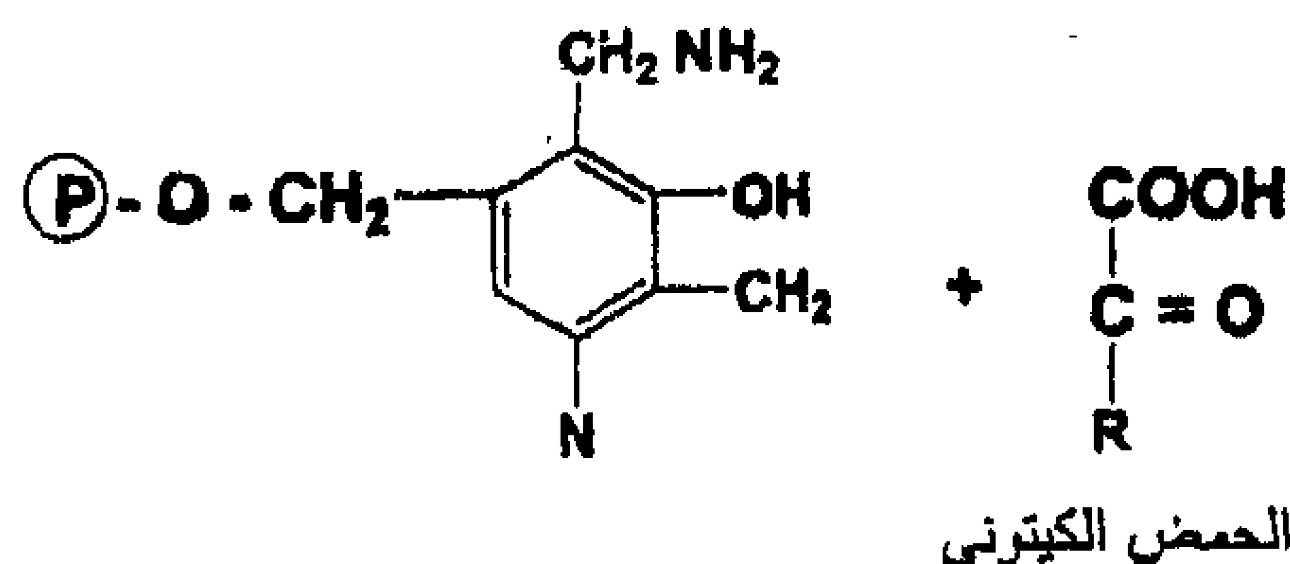
٣- Guanine phosphate Coenzym

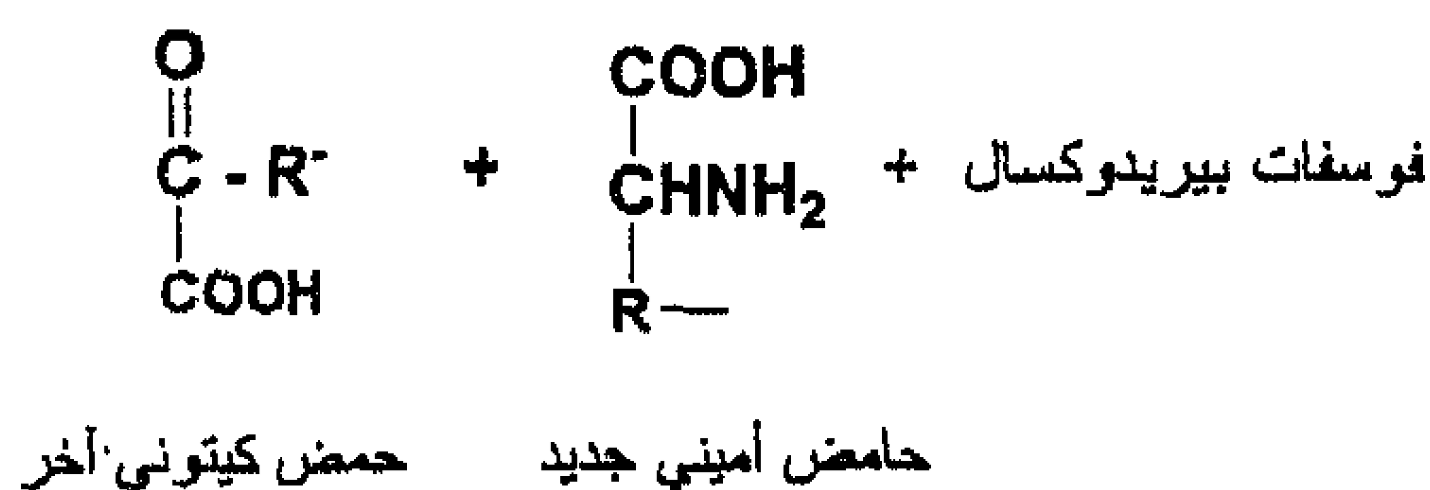
وهو قرين إنزيمي مرافق لإنزيم تخليق السليلوز ، ويساعد في نقل جزئ الجلوكوز ١- فوسفات في صورة GDPG إلي سلسلة السليبيوز مع تحرير البيروفوسفات .

خامساً : قرائن إنزيمات ناقلة لمجموعة الأمين :

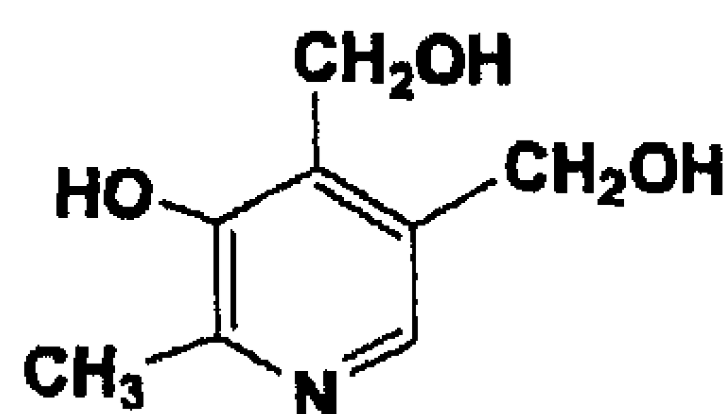
وهي قرائن لبعض الإنزيمات الهامة في تفاعلات التحول الغذائي للأحماض الأمينية ، وهي تختص بالمساعدة في نقل مجموعات الأمين amino carrier (Transamination) من حمض أميني ، إلي حمض أميني آخر أو حمض ألفا أوكسو (α Keto) إضافة لمساهمتها في فصل ، أو نزع ، مجموعة الكربوكسيل ، وتحريرها علي صورة ثاني أكسيد الكربون ، كما تصورها التفاعلات الآتية:



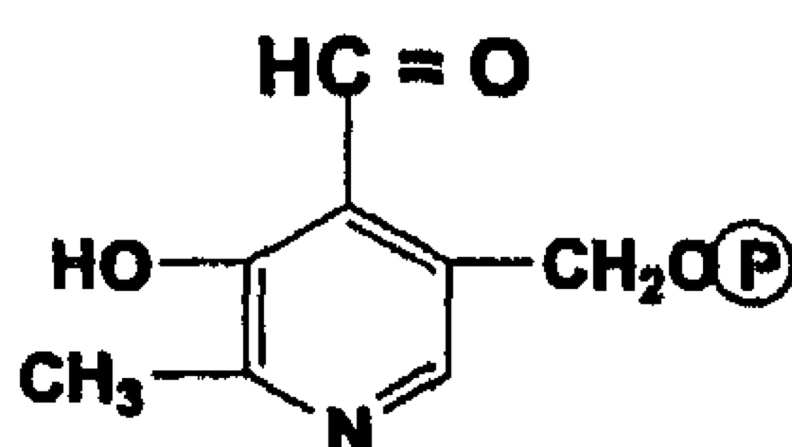




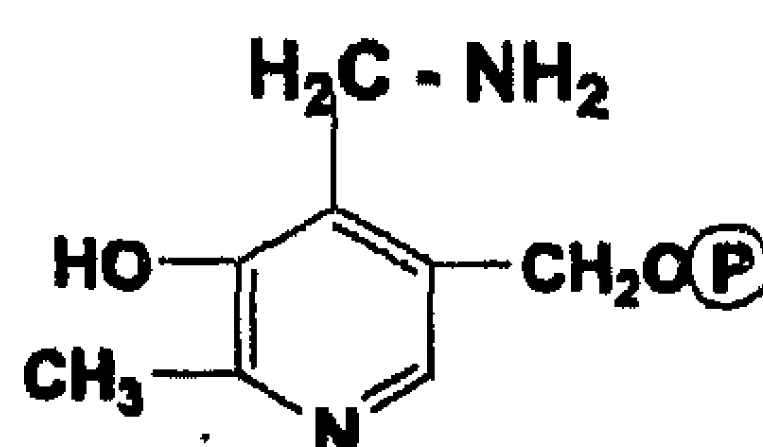
ومن أمثلة هذه القرائن ، قرين الإنزيم Pyridoxal phosphate ، وقرين الإنزيم Pyridoxamine phosphate ، وهما صورتان من المشتق الفوسفاتي لفيتامين B_6 (Pyridoxine) .



Pyridoxamine



Pyridoxal phosphate

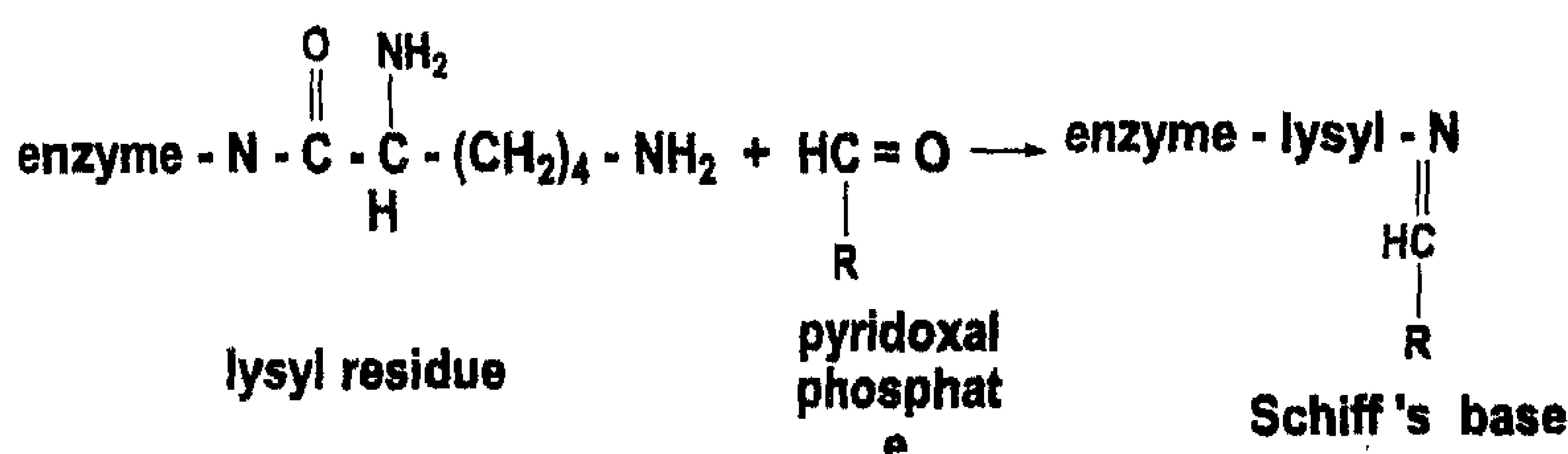


Pyridoxamine phosphate

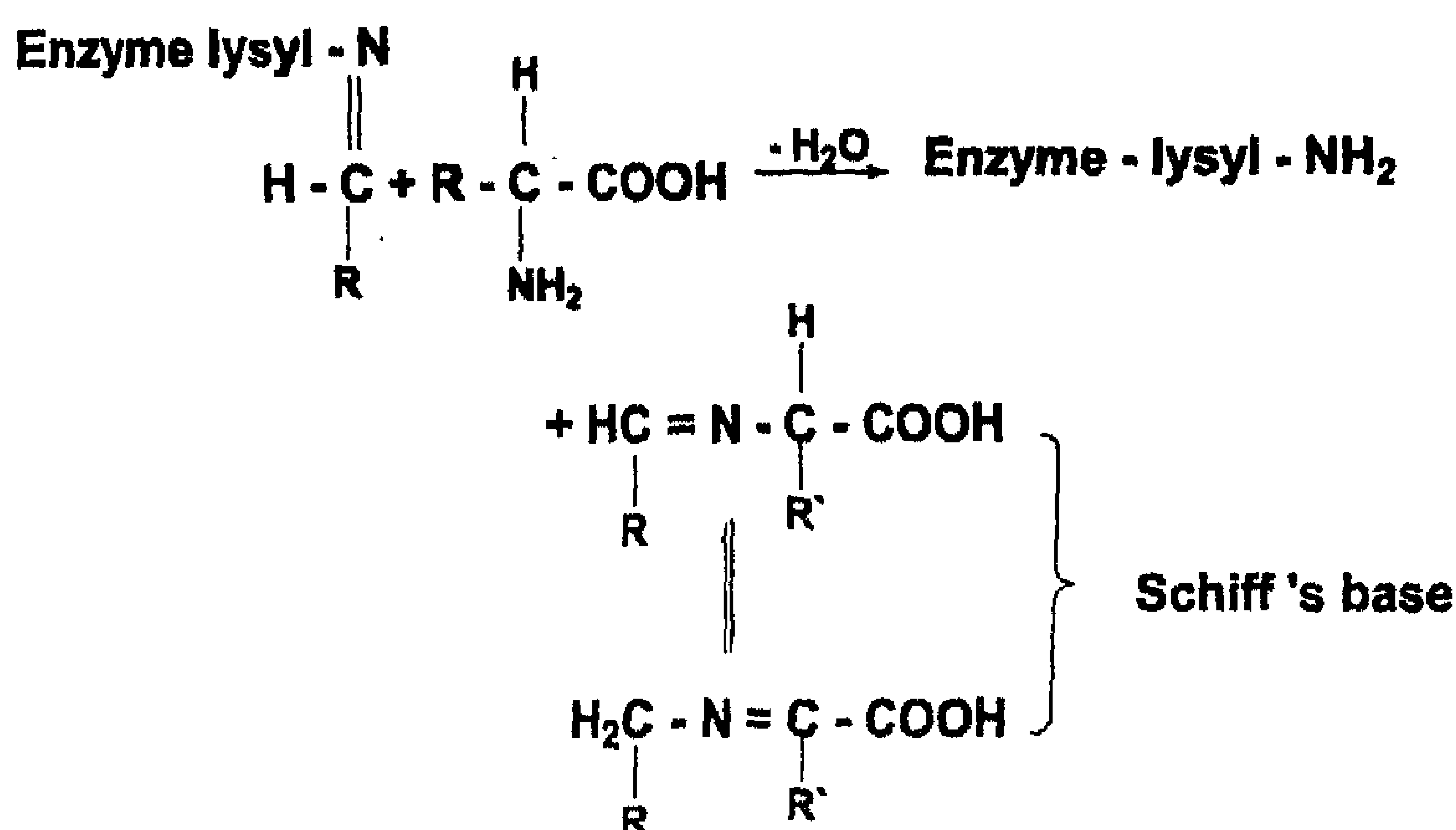
ومن أمثلة الإنزيمات التي تقترن بأى من صور Pyridoxine إنزيم Aspartic glutamine transaminase ، الذي يقترن بالصورة Pyridoxal phosphate ، كمرافق إنزيمي ، حيث يساعد الإنزيم في إختزال الأحماض الألفا كيتونية ، إلي أحماض أمينية . وهو تفاعل عكسي ؛ حيث تتأكسد الأخيرة ، إلي أحماض كيتونية ، بنقل مجموعة الأمين منها ، إلي مستقبل آخر .

آلية نقل مجموعة الأمين

١- ترتبط المجموعة الألدهيدية ، في جزئ القرين الإنزيمي Pyridoxal phosphate ، بالمجموعة الأمينية ، لوحدة الحمض الأميني ليسين Lysyl residue ، المكون لبروتين الإنزيم (الموضع ٦ ε Position) برابطة ضعيفة ، غير مستقرة في المحلول ، طبقاً لقاعدة شيف Aldimine base (Shiff's) . ويصبح الإنزيم الكامل (البروتين + القرين) بهذه الطريقة ، نشطاً فسيولوجياً . ويتحدد نوع نواتج التفاعل ، تبعاً لطبيعة البروتين الإنزيمي ، المرتبط بالقرين الإنزيمي ، ونوع الحمض الأميني ، كمادة تفاعل ، وطبيعة السلسلة الجانبية :



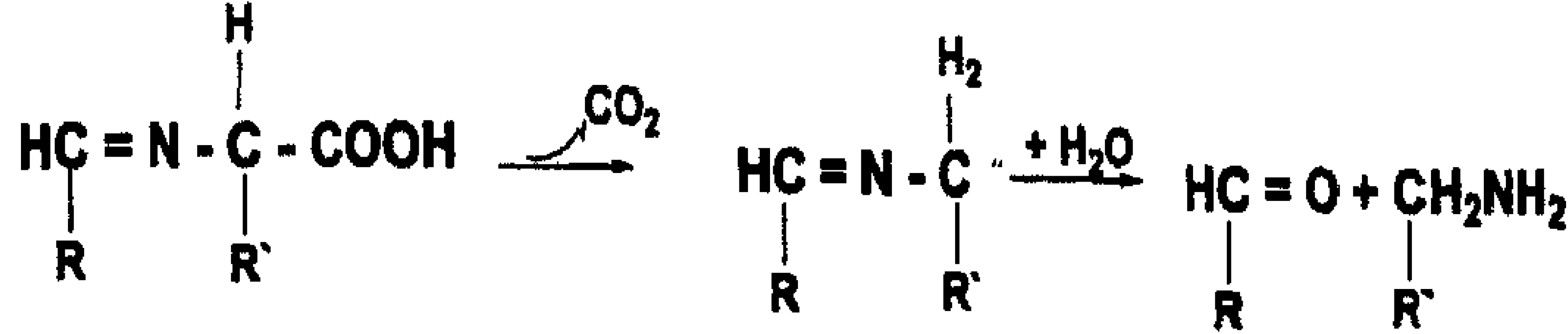
٢- في وجود الحمض الأميني المناسب ، كمادة تفاعل ، يساعد الإنزيم في تبادل ونقل مجموعات الأمين Amino transferase من قرين الإنزيم إلي مادة التفاعل ، والعكس حيث يحل كل منهما محل الآخر ، وتكوين قاعدة شيف Shiff's جديدة ، مع جزئ القرين الإنزيمي :



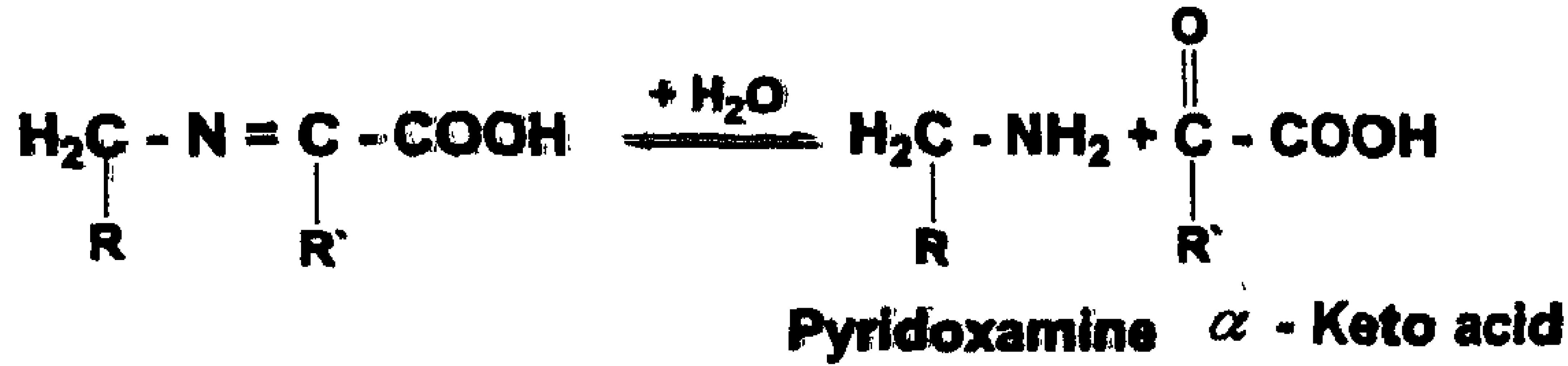
ويتعرض المركب ، الناتج ، إلي التحليل المائي ، مكوناً مركبات ، تختلف بإختلاف البروتين الإنزيمي ، المرتبط بالقرين Pyridoxal ، كما يوضحه الأمثلة الآتية :-

أ- تحت تأثير الإنزيم الناقل لمجموعة الكربوكسيل amino acid decarboxylase : تتحرر بسهولة مجموعة الكربوكسيل ، من الحمض الأميني ، على صورة ثاني أكسيد الكربون ، ويتبقى المركب العضوي الأميني ، مرتبطاً بالمرافق الإنزيمي • ثم يتحلل

المركب العضوي الأميني ، المرتبط بالمرافق الإنزيمي ، تحليلاً مائياً ، إلي مكوناته ، لكي تبدأ الدورة من جديد ٠



ب-تحت تأثير الإنزيم الناقل لمجموعة الأمين amino acid transferase : تتحلل الروابط الزوجية N=C ، مائياً ، ويتكون حمض ألفا أوكسو Pyridoxamine ، وهو تفاعل قابل للإنعكاس ؛ حيث يساعد الإنزيم في نقل مجموعة الأمين إلي حمض ألفا أوكسو آخر :



Pyridoxamine α **- Keto acid**

سادساً : العناصر المعدنية المنشطة Metalo Activators

وبعضها يمثل مجاميع تعويضية للإنزيم ٠ أما معظمها ، فيوجد بشكل أيونات حرة ، غير مرتبطة ، مثل أيونات البوتاسيوم ، والماغنسيوم ، والمنجنيز ، والكالسيوم ، والحديد ، والنحاس ، والكوبلت ، والموليبديوم ، والزنك وغيرها ٠

وهذه العناصر ، أو المجاميع التعويضية ، قد ترتبط بروابط قوية أو ضعيفة ، مع البروتين الإنزيمي ، مكونة نوعاً من التعقيد ، بشكل مركبات مخلبية Chelating مع مجاميع الفينول Phenol ، أو الأمين Amine ، أو الفوسفوريل Phosphoryl ، أو الكربوكسيل Carboxyl ، في جزئ البروتين الإنزيمي ٠ أما الحديد ، فيرتبط ، عادة ، مع مجموعة البورفرين Porphyrin ، بالبروتين الإنزيمي ، كما يرتبط الكوبلت ، مع فيتامين B_{12} وغيرها ٠

ويطلق على الإنزيمات التي تتطلب وجود الأيونات المعدنية ، لرفع كفاءتها التنشيطية ، بالإنزيمات المعدنية Metallo enzumes • ومن أمثلة هذه الإنزيمات ، إنزيم Cytochrome Oxidase • ويدخل الحديد فى تركيبة كمجموعة تعويضية ، والتيروسينيز الذي يدخل النحاس فى تركيبة • كما يدخل النحاس فى تركيب إنزيم أكسيديز حمض الأسكوربيك •

فالسيتوكروم أكسيديز يلامس ، ويحفز ، عملية نقل الإلكترونات من السيتوكروم جـ Cytochrome C إلي الأوكسجين ، فى مراحل التنفس ، والتيروسينيز الذي يؤكسد المواد الفينولية ، إلي صبغات الكينون المقابل Quinoid dyes المسببة لإسمرار شرائح التفاح ، أوالبطاطس ، وبعض النباتات الأخري ، عند تعرضها لأوكسجين الهواء الجوى ، كما يؤكسد فيتامين جـ Vitamine C وهو المنتمي إلي الأرثوفينولات ، لإحتوائة على مجموعة Enediol (HO - C - C - OH) إلي ثنائي الكيتون (O = C - C = O) • وذرة النحاس فى الإنزيم الأخير ، ذات إرتباط ضعيف ، مع جزئ الإنزيم البروتينى ، ويمكن فصلها بسهولة ، خلال عملية الإنتشار الغشائي بالسيانيدات •

ويجب التنفرقة بين مجاميع التعويضية الأيونية ، والمنشطات activators • فإضافة الأخيرة ، تزيد من سرعة التفاعل الإنزيمي ونشاطة ، بينما الأولي تدخل في تركيب الإنزيم ذاته •

تخصص الإنزيمات Enzymes Specificity

- التخصص المطلق .
- التخصص النسبى .
  - تخصص الرابطة .
  - تخصص المجموعة .
- التخصص التام .
- التخصص الفراغى (التشابه الضوئى) .

الفصل السادس

تخصص الإنزيمات Enzymes Specificity

لعل أهم الصفات التي يتصف بها الجزئ الإنزيمي ، هو صفة التخصصية ، وإن اختلفت درجته النوعية ، أى أن عملة قد يكون مقصوراً على نوع واحد من مادة التفاعل ، أو نوع خاص من التفاعلات الخاصة به أو غيرهما •وتعتبر تخصصية الإنزيم – من وجهه النظر الفزيو حيوية – العامل الأساسي المحدد لترتيب تسلسل التفاعلات حال تعقيدها فى مسارات ودورات التحولات الغذائية المخلقة ، وعلى إختلافها • وهي المتحكمة فى ترتيبها ، واحدة تلو الآخر ، وحتي تكوين الناتج النهائي•

ويمكن للإنزيمات النوعية ، أن تفرق بين المشابهات الهندسية (الوضع المضاهي Cis ، ومشابهاتها ذات الوضع المخالف Trans) ، وكذا بين المشابهات الضوئية المرآوية ؛ اليمينية R واليسارية L • وبعض الإنزيمات لا تؤثر إلا فى مواد تفاعل ذات وضع بنائي خاص • فعلى سبيل المثال ، يتحكم فى تخمر الجلوكوز إلي كحول – وهو ابسط العمليات الفسيولوجية – أكثر من عشرة إنزيمات مختلفة بالخميرة ، كل منها ذو تخصص مخالف للآخر ، من حيث التركيب الكيماوي لمادة التفاعل ، وتوزيع ذراتها الفراغي ، أو نوع التفاعل والروابط المتكونة • وهذه التخصصية ، هي العامل الأساسي المحدد لترتيب التفاعلات المختلفة والمتتالية فى السلسلة الطويلة ، واحدة بعد الآخر ، وهكذا •

ويمكن إعتبار التخصص الإنزيمي مقياساً للتخصص التركيبي Structural specialization الذي يحتاجة الإنزيم ، فى المادة المتفاعلة معه • ويمكن تشبية الإنزيم بالمفتاح Key ، والمادة التي يؤثر عليها بالقفل Lock •

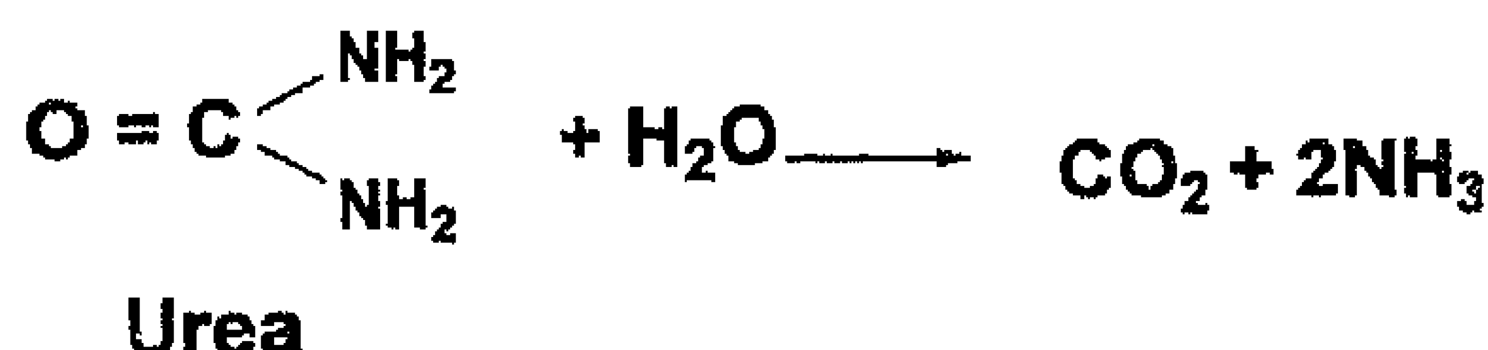
وعلى العموم ، تقسم الإنزيمات ، من ناحية التخصص الإنزيمي ، إلي الأقسام الآتية :-

أولاً - التخصص المطلق Absolute specialization (Specification)

وفيه يعمل الإنزيم على مادة تفاعل واحدة فقط ، أى ذو تخصصية عالية جداً ، يقوم بتفاعل واحد فقط ؛ ومن أمثلة الإنزيمات ذات التخصصية المطلقة :

إنزيم **Urease** : فهو متخصص ، فقط ، فى تحفيز تحلل اليوريا ، مائياً ، لأي من مكوناتها ، ولا يحلل غيرها ، ولو أحد مشتقاتها مثل ميثايل اليوريا

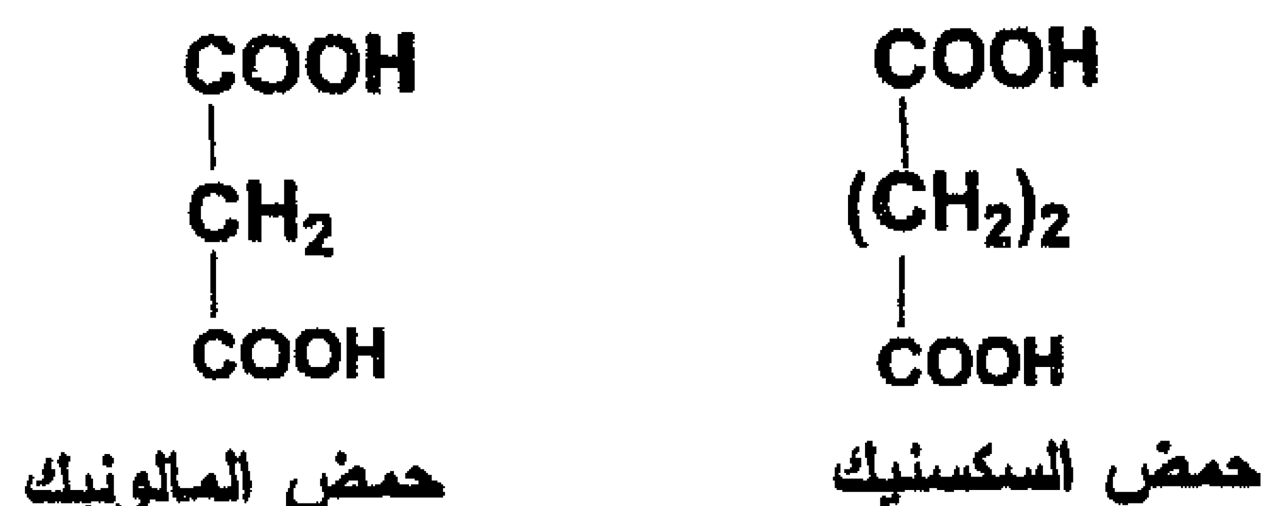
$$O = C \begin{cases} NH_2 \\ NH - CH_3 \end{cases}$$



$$O = C \begin{cases} NH_2 \\ NH_2 \end{cases} + H_2O \longrightarrow CO_2 + 2NH_3$$

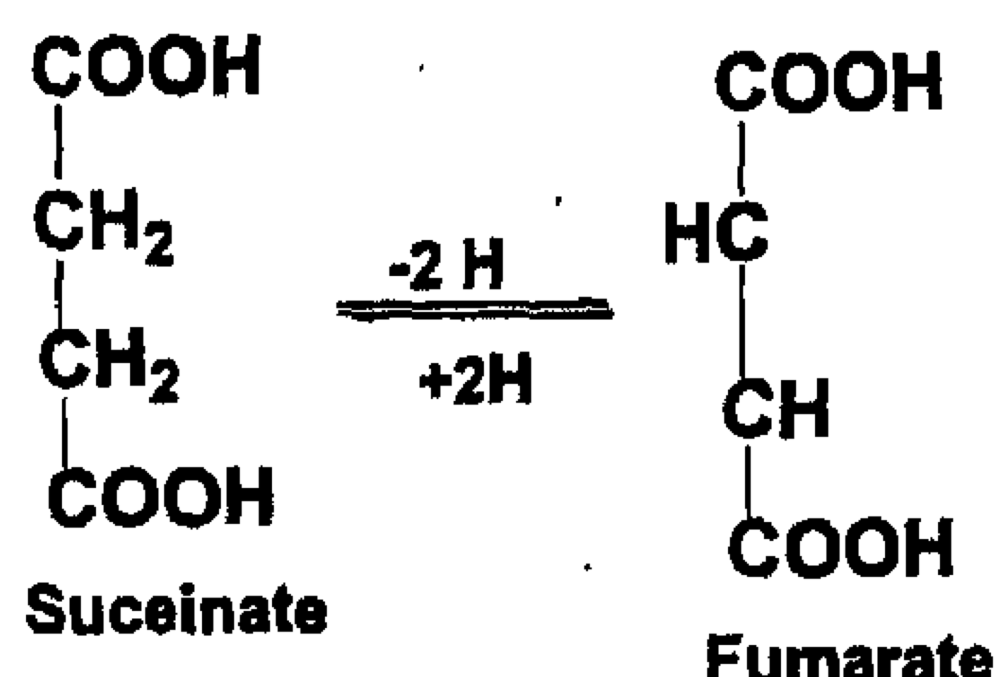
Urea

٢. إنزيم **Succinate dehydrogenase** : وهو متخصص تخصص مطلق ، حيث يظهر نشاطة الفسيولوجي مع حمض السكسنيك Succinic acid ، ولا يظهر مع حمض المالونيك Malonic المشابهه له تركيبياً :



حمض السكسنيك	حمض المالونيك
$COOH - (CH_2)_2 - COOH$	$COOH - CH_2 - COOH$

ويقوم الإنزيم بتحفيز نزع ذرتي هيدروجين من حمض السكسنيك Succinate ، وإضافتهما إلي جزئ حمض الفيوماريك Fumarate ، أو العكس ، فى التفاعل العكسي ، دون غيرها من الأحماض ، حتي ولو كان حمض المالونيك $COOH - CH_2 - COOH$ الذي يشبه تركيبة حمض السكسنيك تماماً ، بل قد يعوق عمله .



ثانياً : التخصص النسبي Relative specificity

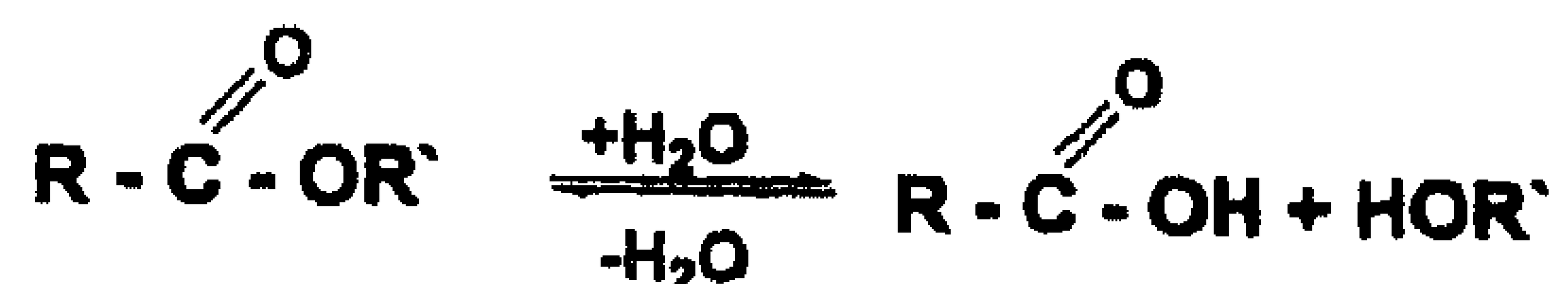
وهو أقل تخصصية من سابقة ، وفيه يعمل الإنزيم على بعض مواد التفاعل المتشابهة ، ويحفز نفس التفاعل مع إختلاف سرعة التفاعل ، من مادة لإخري ، وفي هذه الحالة يجب توافر تركيب كيماوي عام ، ومميز ، بين مواد التفاعل ، فمن المعروف أن مركبات مواد التفاعل تشترك ، أو تختلف ، فى نوع ونظام ترتيب الجزيئات المترابطة ، كما تختلف فى نوع الرابطة بينها (R - R`) ، ومن هنا ، يمكن تقسيم التخصص النسبي إلي الأقسام الثلاث الآتية :

١. تخصص نسبي يعتمد على نوع الرابطه فقط ، وليس له علاقة بنوع الجزيئات المتحدة R`, R ، أو خصائصها التركيبية ، ويعرف هذا النوع ، من التخصص ، بتخصص الرابطة Linkage specificity.
٢. تخصص إنزيمي يعتمد على نوع الرابطة ، والخصائص التركيبية ، لأحد الجزيئات المرتبطة ، وتغيير الجزئ الآخر ، لا يغيّر من نشاطة ، ويعرف هذا النوع ، من التخصص ، بتخصص المجموعة Relative group specificity .
٣. تخصص نسبي يعتمد على نوع الرابطة ، والخصائص التركيبية للجزيئين المتحدين معاً ، وأن تغير أحدهما ، يوقف من نشاطة الفسيولوجي ، أو يحد منه ، ويعرف هذا النوع ، من التخصص ، بالتخصص التام Absolutely or Completely specificity .

١- تخصص الرابطة Linkage specificity ،

وهو أقل أنواع التخصص فى هذا القسم (التخصص النسبي) ، وفيه يكون الإنزيم ذو تخصص منخفض Low specificity ، وهو قليل الإنتشار

فى النظم الإحيائيـة · ومـن أمثلتهـا ؛ إنـزيم Lipase · وهـو تـابع لمجموعـة الإنزيمات المحللة للدهون esterases ، التـي تحفـز تكسـير الـروابط الإسـترية ، الموجودة بين جزيئات الأحمـاض الدهنيـة ، والكحـولات ، دون أن يكـون للشـق الحمضي R ، أو الكحولى `R ، أى اثر على النشاط الفسيولوجي للإنزيم ·



$$R-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-OR' \underset{-H_2O}{\overset{+H_2O}{\rightleftharpoons}} R-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-OH + HOR'$$

٢ – تخصص المجموعة Group specificity ·

وهو أكثـر إنتشـاراً مـن سـابقة ، فـى الـنظم الإحيائيـة · وأهمهـا ؛ مجموعة إنزيمات glycosidases ، التـي تحفـز مـن التحلـل المـائي للـروابط الجلوكوسيدية ، بين السكرات والكحولات ، وهـى ذات تخصصـية مرتفعـة لنـوع الرابطة ، والجزئ السـكري ، ولكنهـا عديمـة التخصـص نسـبياً ، أى لا يتـأثر نشاطها الفسيولوجي ، كثيـراً ، بـالجزئ الغيـر سـكري aglycone ، فـي مـادة التفاعل · ومن أمثلتها :

أ– إنزيمات محللة للكربوهيدرات : ومنها

١. ألفا جلوكوسيديز α glucosidase ·

ويتطلب لإظهـار نشـاطه الفسـيولوجي وجـود سـكر جلوكـوز ، ورابطـة ألفـا جلوكوسيدية · وهو إنزيم لا يوثر علـى الجلاكتـوز ، لإخـتلاف تركيبـة البنـائي عن الجلوكوز (ذرة الكربون الرابعة) ·

٢. بيتا جلوكوسيديز β glucosidase ·

ويتطلب وجود سكر جلوكوز ، ورابطة بيتا جلوكوسيدية ·

٣. ألفا جالاكتوسيديز α galactosidase

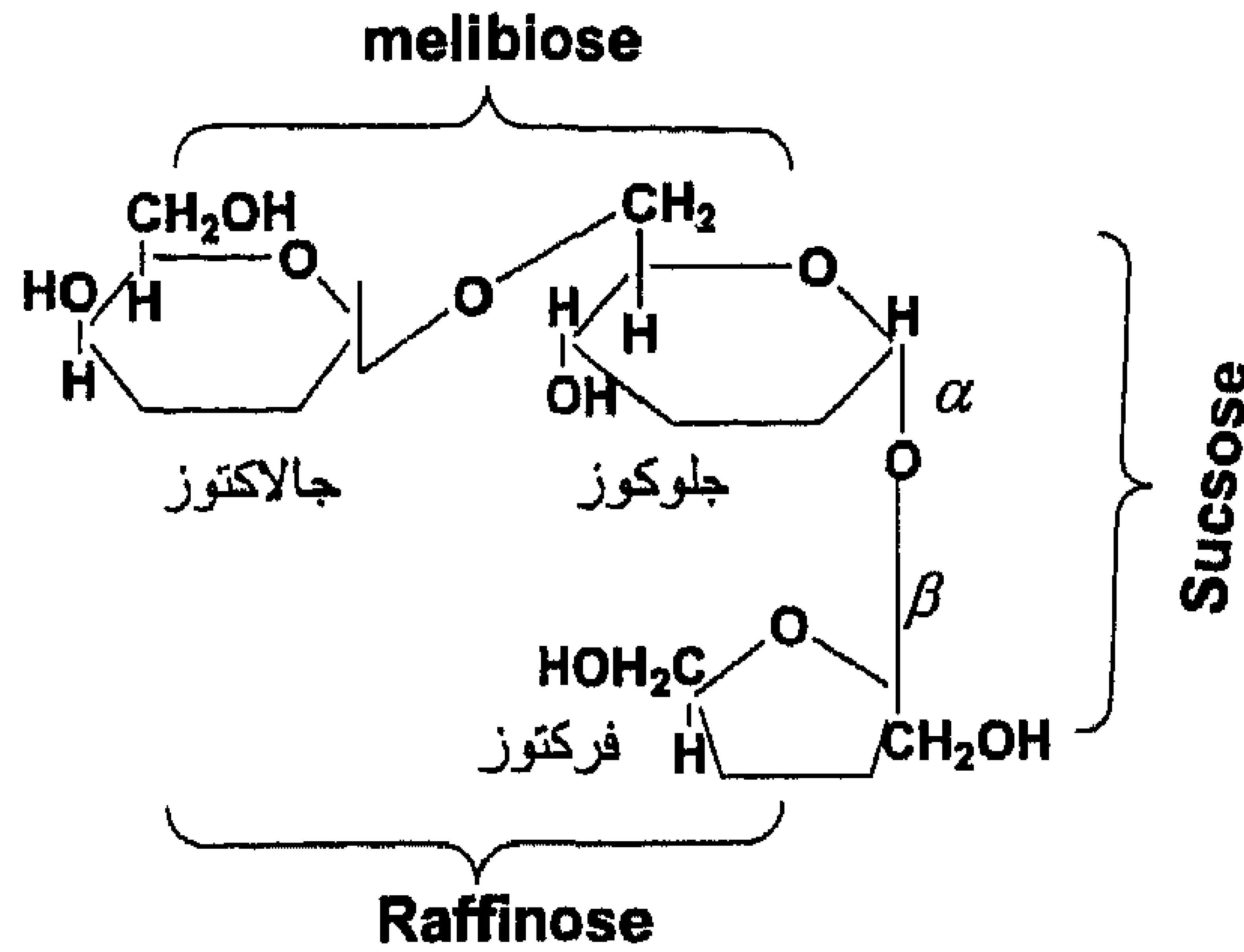
ويتطلب وجود سكر جالاكتوز ، ورابطة ألفا جلوكوسيدية ·

٤. بيتا فركتوفيورانوسيديز β Fructofuranosidase

ويعـرف بـالإنفرتيز Invertase أو السـكريز Sucrase · وهـو يتطلـب وجـود سكر فركتوز ، ورابطة بيتا جلوكوسيدية ·

ويتضح أهمية تخصص المجموعة ، فـي هـذه الإنزيمـات ، عنـد وجـود مـادة تفاعـل واحـدة ، ذات روابـط كيمائيـة متشـابهة · فسـكر الرافينوز

Raffinose (فركتوز+جلوكوز+جالاكتوز) يتحلل مائياً ، إلي نواتج مختلفة ، بإختلاف الإنزيم المحلل . فهو يتحلل ، مائياً إلي سكروز وجالاكتوز ، في وجود إنزيم α. galactosidase بينما يتحلل في وجود الانفرتيز ، إلي فركتوز وميليبوز ، melibose. ولا يتأثر الرافينوز بإنزيم glactosidase α ، في بداية الأمر ، رغم إحتوائة علي رابطة جلوكوسيدية ، متصلة بجزئ سكر جلوكوز . ويرجع ذلك ، لعدم وجوده في صورة حرة ، بل مرتبط بجزئ سكر الجلوكوز (في جزئ المليبوز) ، برابطة جلوكوسيدية بيتا ، وبذلك لا يتحقق شروط نشاطة الفسيولوجي .ويظهر نشاط الإنزيم الفسيولوجي ، فقط ، بعد تحرر سكر السكروز .



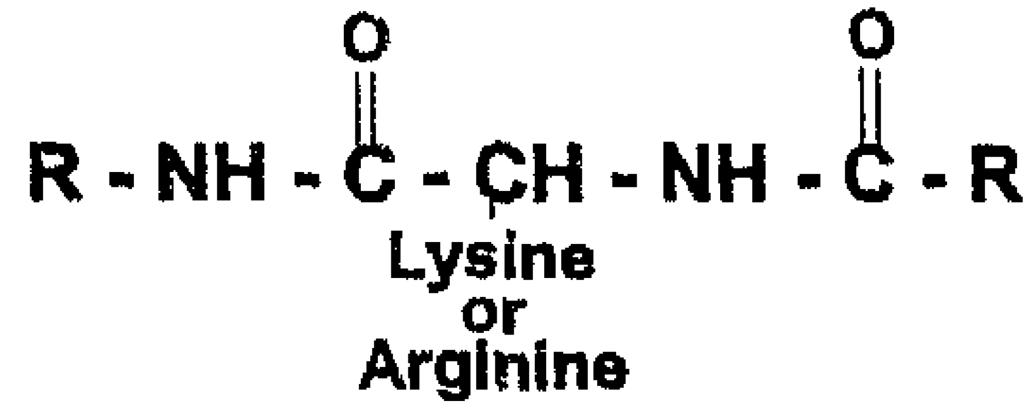
<u>ب- انزيمات محللة للبروتينات</u> .

ولكل إنزيم ، من هذه الإنزيمات ، نوع خاص من المجاميع الفعالة radical ، أو الروابط الداخلة في تركيب جزئ البروتين . فبعضها متخصص في تحفيز تفكيك الروابط الببتيدية proteolytic . ولكل إنزيم منها شروطه الخاصة . وبعضها الآخر مختص بنوع الرابطة ، بصرف النظر عما ترتبط به هذه الروابط . وهناك أُخري تحفز تفكك الببتيدات التي تتكون من أحماض أمينية يسارية فقط L ، ولا يمكنها التأثير علي النوع اليميني D ،

مع ملاحظة التركيب الجزيئ الغير متناسق للإنزيم ، كشرط لإظهار تأثيرة ونشاطه الفسيولوجي • ومن أمثلة الإنزيمات المحللة للبروتينات مايلي :

١. إنزيم **Trypsin**

ويشترط لإظهار نشاطة الفسيولوجي ، وجود رابطة ببتيدية **NH - O - C** ، مع وجود الحمض الأميني Lysine ، أو الأرجنين Arginine • ويقف نشاطة الفسيولوجي لغيرهما ، مع وجود مجموعة الكربونيل •



٢. إنزيم **Chymo -trypsin**

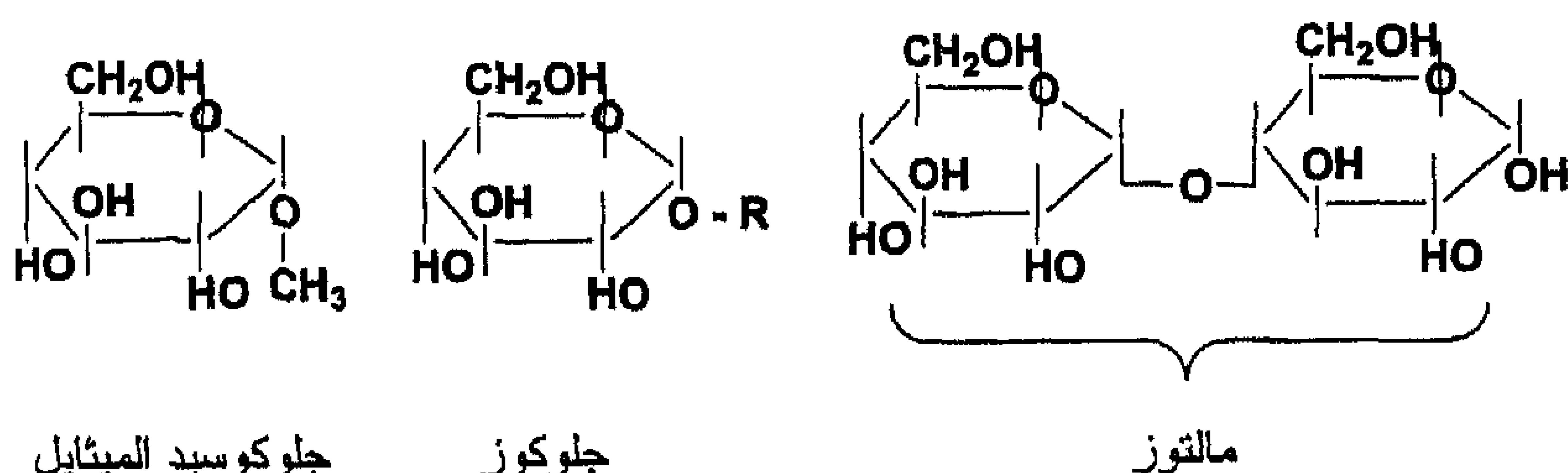
ويشترط انشاطه وجود الرابطة الببتيدية ، التي يكون منشأ مجموعة الكربونيل فيها أحماض التيروزين أو الفينايل الانين

ثالثاً : التخصص التام Absolute specificity

وهو أكثر أنواع التخصص النسبي شيوعاً وإنتشاراً ، ويعتمد النشاط الفسيولوجي لإنزيمات هذا التخصص على ضرورة وجود نوع معين من الروابط ، بالإضافة لنوع المجموعات المرتبطة • أى أن الإنزيم التابع لهذا القسم ذو تخصص مرتفع جداً ، لايظهر نشاطه الفسيولوجي إلا مع نوع واحد فقط • ومن أمثلتها :-

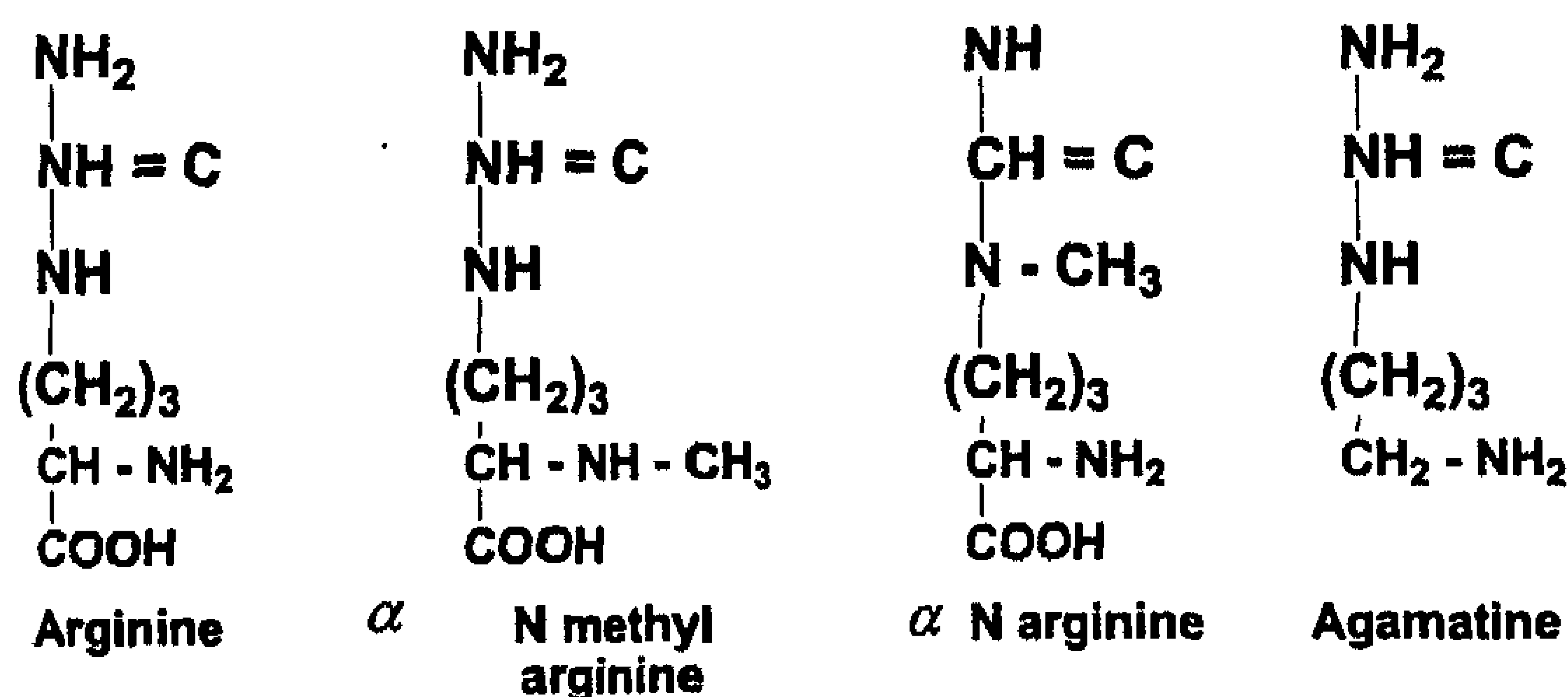
١. **إنزيم المالتيز Maltase**

حيث يشترط وجود رابطة ألفا جلوكوسيدية ، مع وجود جزيئين سكر جلوكوز• فهو يحلل سكر المالتوز Maltose ، أو جلوكوسيد الميثايل ، لتوافر شرطي التخصص ، وهما الرابطة الألفا جلوكوسيد ، وجزئ سكر الجلوكوز على طرفي الرابطة •

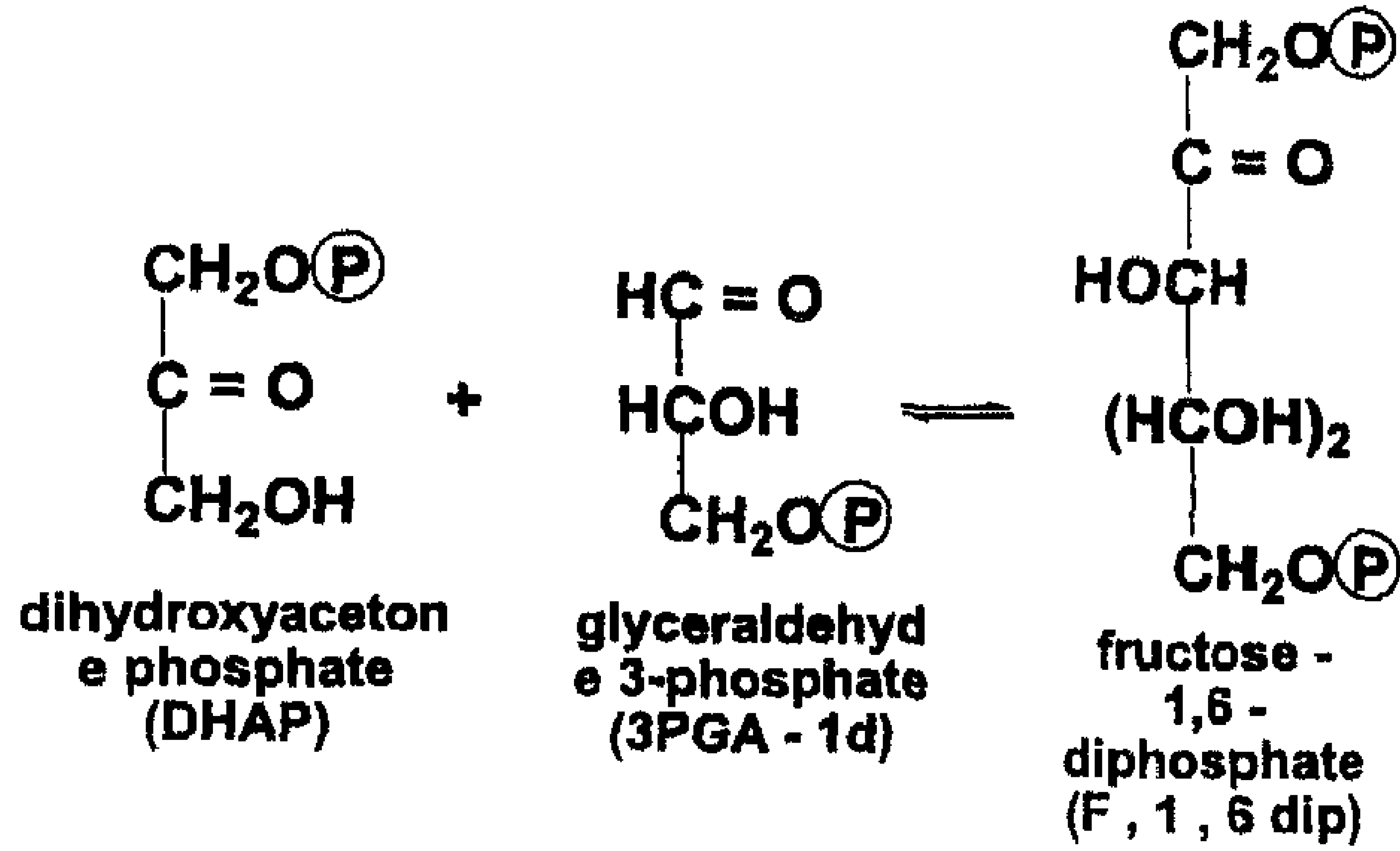


٢. إنزيم Arginase

ويشترط لإظهار نشاطة الفسيولوجي جود الحمض الأميني أرجنين Arginine فقط ، الذي يحللة إلي أونثين Ornithine ، ويوريا ، وينخفض نشاطة جداً ، حال وجود مشتقات الأرجنين مثل ميثايل الأرجنين .



هذا ... وقد يكون التخصص النسبي خليطاً بين أنواعه الثلاثة ، السابق الإشارة إليها ، حال وجود تفاعلين معاً . فإنزيم الألدويز Aldolase ، على سبيل المثال ، وهو إنزيم ناقل لثلاث ذرات كربون ، وهو محفز لتخليق جزئ الفركتوز ١ ، ٦ ثنائي الفوسفات من مركبي DHAP , 1,3PGA[1d] يكون ذو تخصص مطلق تجاه مركب داى هيدروكي أسيتون فوسفات DHAP ، وهو فى نفس الوقت ذو تخصص مجموعة تجاة مركب 1,3 PGA[1d] . والأخير يمكن أن يستبدل باى سكر . ألدهيدى آخر ، ويظل نشاط الإنزيم فعالاً .



رابعاً : التخصص الفراغي (التشابه الضوئي) **Stereochemical specificity**

في المواد التي تحتوي على ذرات كربون ، أو مراكز ، غير متناسقة asymmetric centers ، في تركيبها الجزيئي ، مثل وضع مجموعة الهيدروكسيل على يمين ، أو يسار ، أى من ذرات كربون جزئ السكر الطرفية الأولي و قبل الأخيرة ، في تركيب فيشر ، أو وضع مجموعة الأمين في التوزيع الرأسي ، لصيغة فيشر ، على يمين أو يسار ذرة كربون غير متناسقة ، في هذه الحالة ، فقط ، يظهر للمركب شبيهان مرآويان Optical isomers ، أحدهما يميني Dextro (D) والآخر يساري Levo (L) ، طبقاً لهذا التوزيع الفراغي ، علي ذرات الكربون الغير متناسقة .

ويقصد بالتخصص الفراغي للإنزيم ، في هذه الحالة ، أن الإنزيم يستطيع أن يفرق بين مشابهات المركب اليمينية واليسارية ، ولا يظهر نشاطه الفسيولوجي ، إلا مع أحد هذه المتشابهات فقط ، دون الآخر . وإذا كان جزئ مادة التفاعل متماثلاً ، ويحتوي على ذرة كربون غير متماثلة ، فإن الإنزيم لا ينتج سوى شبية مرآوى واحد فقط .

ومن الملاحظ أن كون الشبيه يميني ، أو يساري ، على ذرة الكربون الغير متناسقة ، فإن ذلك لا يعنى وجود علاقة ، غالباً ، بالمركب اليميني (+) أو اليساري (-) الدورة ، من حيث تأثير الضوء المستقطب . ولكن يقصد بالشبيهين ، كما قلنا ، إختلاف وضع المجاميع الفعالة ، كالهيدروكسيل ،

والأمين ، وغيرها على ذرة الكربون الغير متناسقة في المشابه مرآوياً ، أو في الوضع المضاهي Cis أو المخالف Trans ، في المشابهات الهندسية Geometric isomers (Cis - Trans) ، أما إذا كانت المجموعة الغير متماثلة عبارة عن أحد أجزاء مادة التفاعل ، بعيداً عن المجموعة المتفاعلة ، فإن إنزيم واحد ، عادة ، يؤثر على أحد الشبيهين ، وإن إختلفت سرعة نشاطة الفسيولوجي ، في شبيه عن الآخر ،

ومن أمثلة إنزيمات التخصص الفراغي مايلي :

١. **إنزيم Arginase**

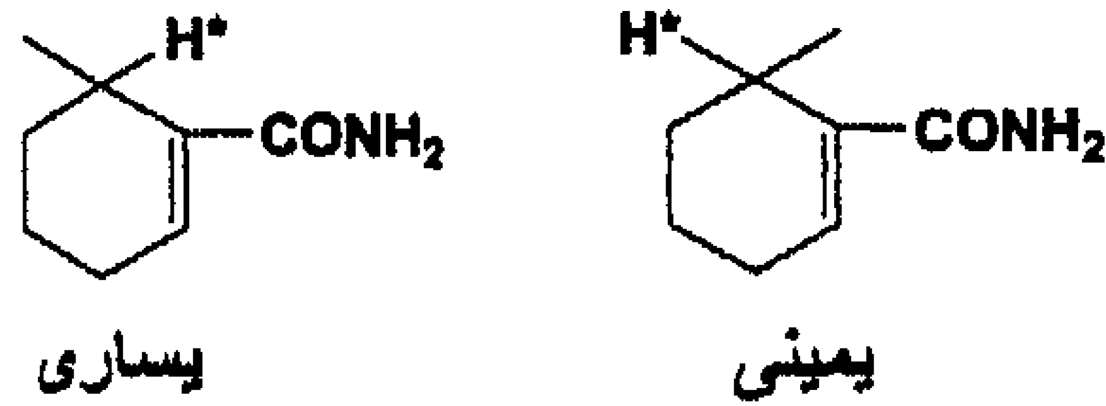
وهو متخصص للمشابه اليساري Levo ، من الحمض الأميني Arginine ، لكي ينتج Ornithin(+) واليوريا ، ولا يؤثر مطلقاً على المشابهات اليميني Dextro،

٢. **إنزيم Lactic dehydrogenase**

ويظهر نشاطة الفسيولوجي ، فقط ، على المشابه اليميني ، ولا يظهر على المشابهات اليسارية ،

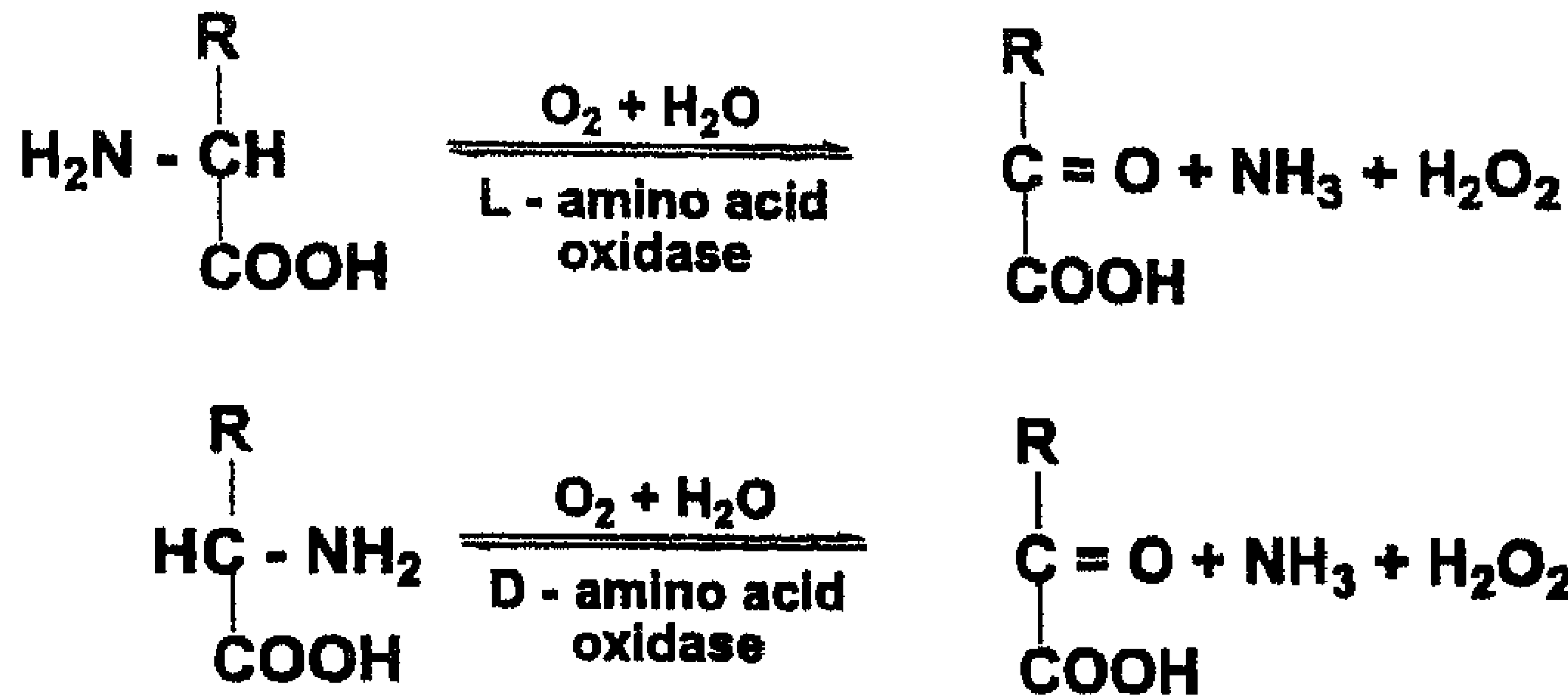
٣. **إنزيم Alcohol dehydrogenase**

ويظهر نشاطة الفسيولوجي في نقل الهيدروجين من مادة التفاعل مع الصورة اليمينية لقرين الإنزيم أ Co~A ، ولا يظهر النشاط مع الصورة اليسارية ،



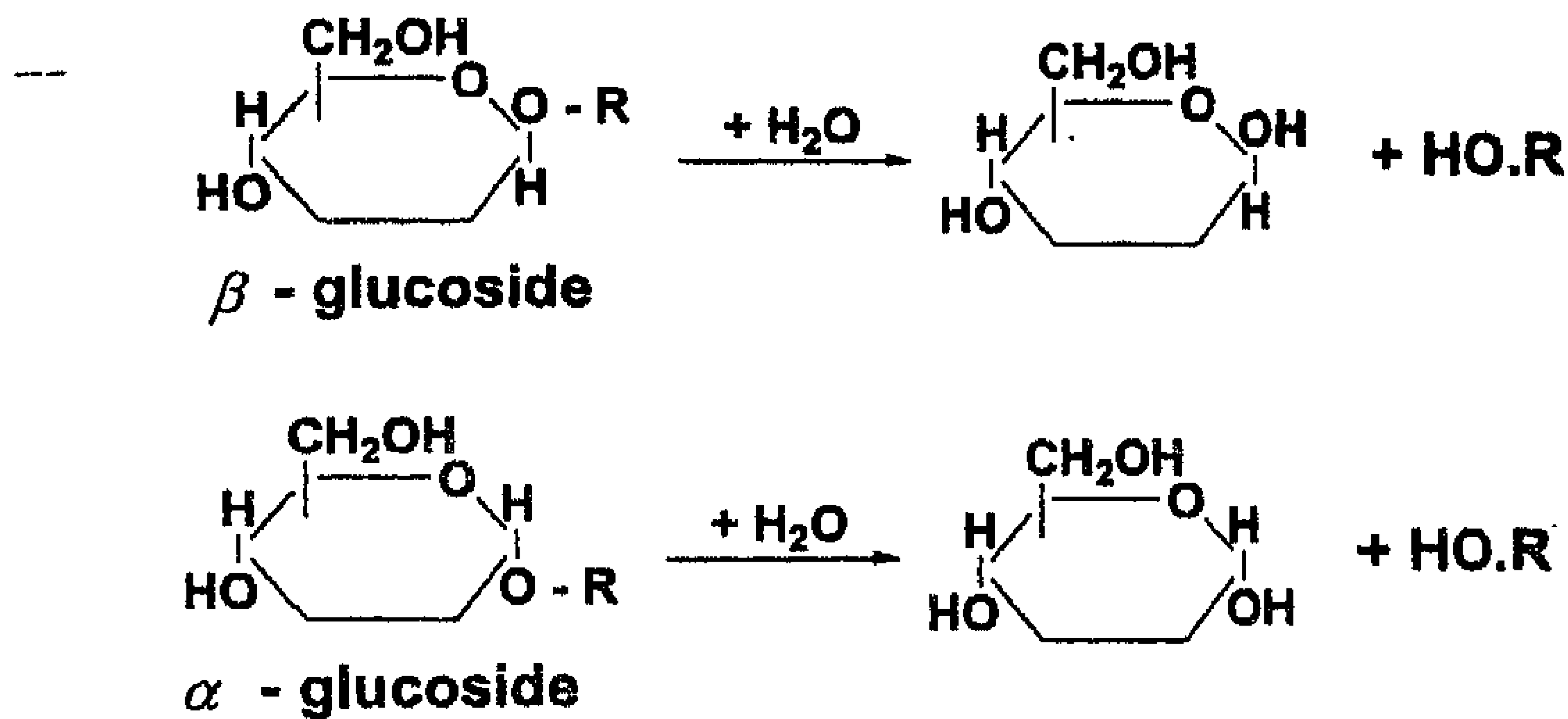
٤. **إنزيمات D- amino acid oxidase و L amino acid oxidase**

والأول (L) يظهر نشاطة الفسيولوجي مع الأحماض الأمينية اليسارية فقط ، بينما الثاني (D) يؤثر على المشتبهات اليمينية فقط ،



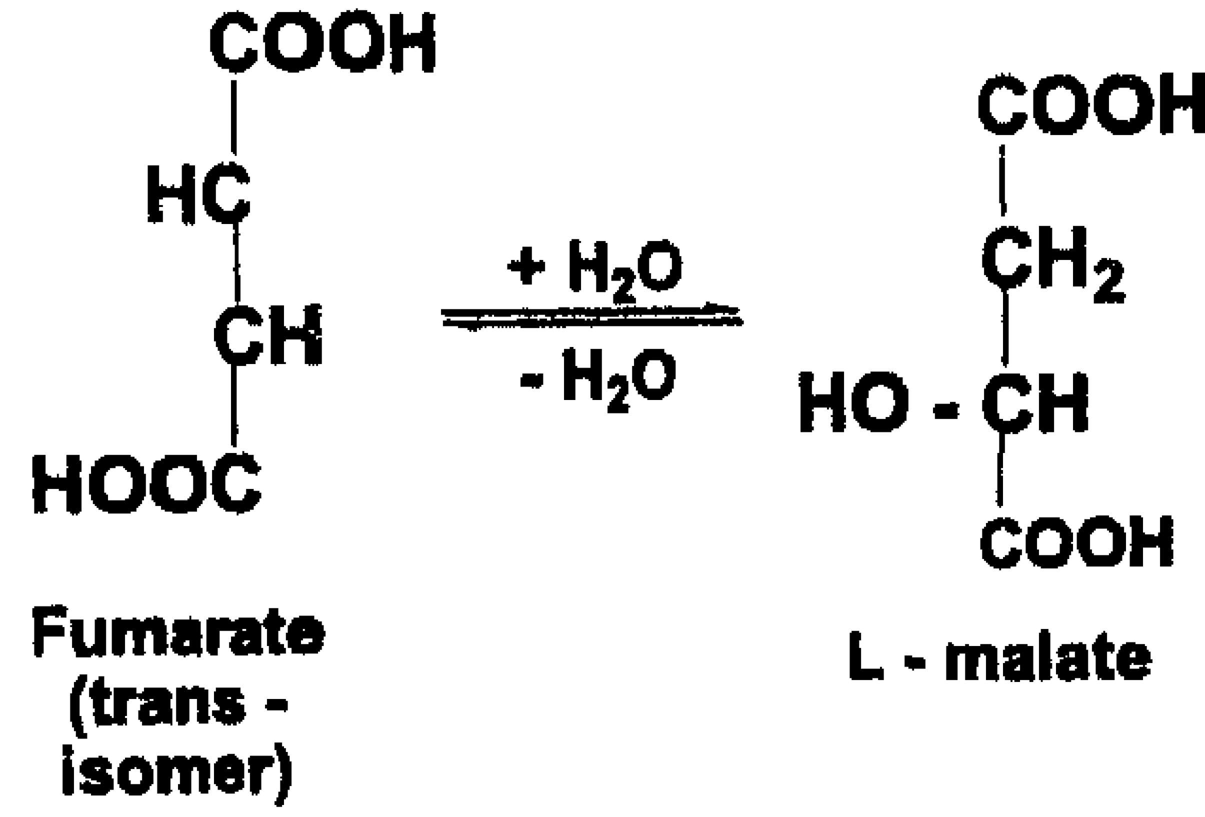
٥. إنزيمات α glucosidase و β glucosidase

ويظهـر النشـاط الفسـيولوجي لـلأول (β) فـي تحليـل المركبـات البيتـا جلوكوسيد فقط مائياً ، بينما الثاني (α) تحلل مائياً المركبات ألفا .



٦. إنزيمات Fumarate hydratase .

ويظهر نشـاطه الفسـيولوجي ، فـي إضـافة جـزئ مـاء ، مـن خـلال الرابطـة الزوجيـة ، فـي الصـورة المشـابهه الهندسـية ، لحمـض الفيوماريـك Trans fumarate ، حيـث يتكـون L-malate . ولا يظهـر نشـاطة الفسيولوجي مع الشبية الهندسي Cis isomer malate حسب التفاعل :



وفى هـذا التفاعـل يظهـر نـوعي التخصـص الفراغـي للإنـزيم (D – L) و – Trans Cis ، فـالأول يظهـر نحـو تخليـق الفيوماريـت ، والآخـر نحـو تخليق L malate.

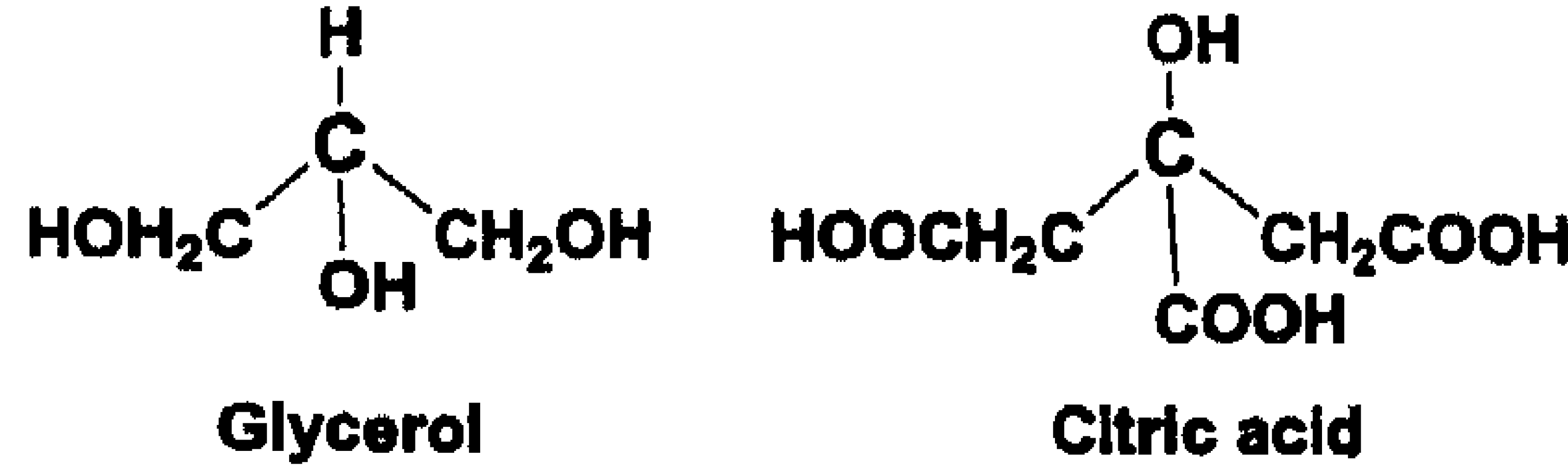
٧. **مجموعة إنزيمات الراسيمنيز Racemases enzymes** .

وهي مجموعة صغيرة مـن الإنزيمـات ، يسـاعد نشـاطها الفسـيولوجي فـى إحداث التوازن بين أشباه مـواد التفاعـل اليمينـي واليسـاري D and L isomers ، مثل إنزيم Alanine racemenase الذي يساعد في التفاعل :

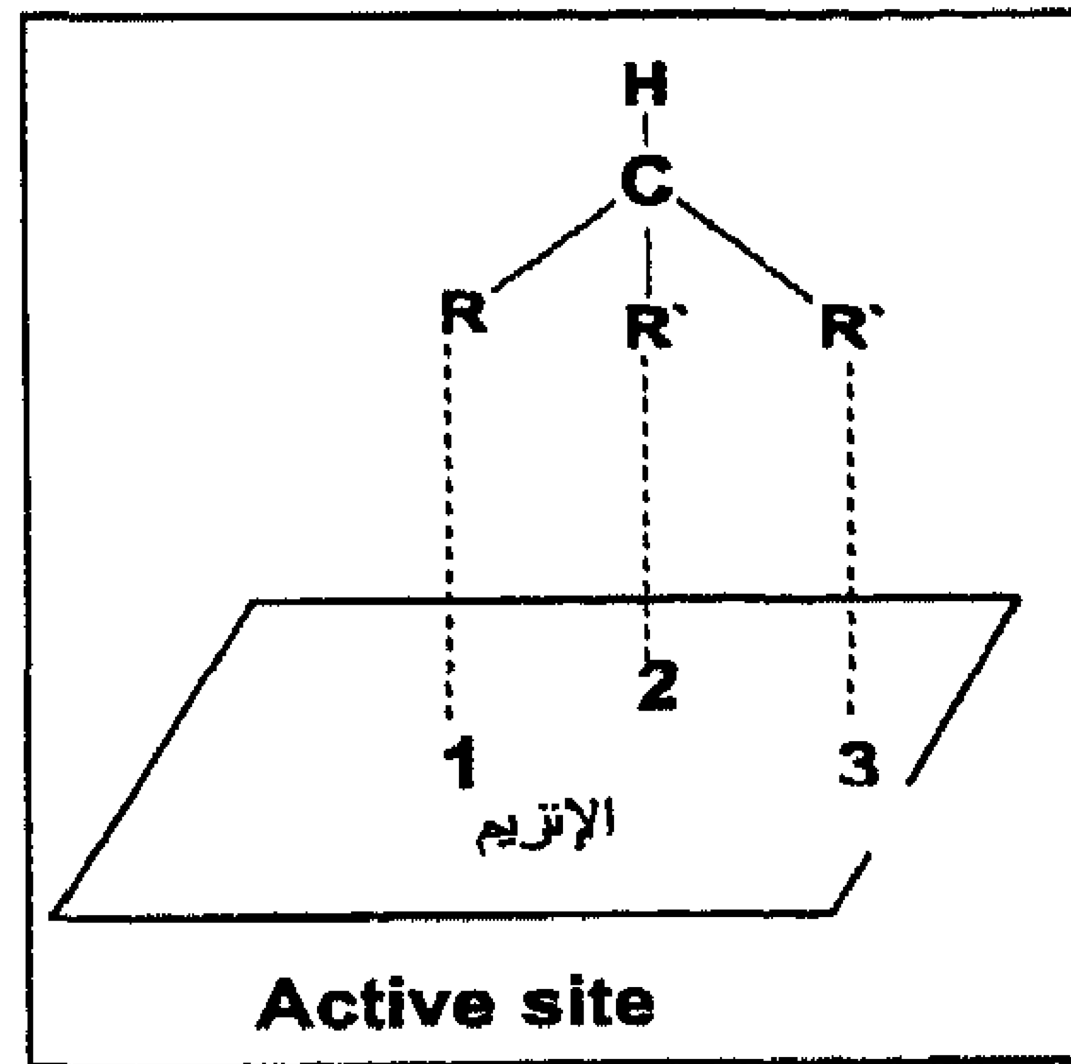


وقد يبدو التماثل في مادة التفاعل ، مـن وجهـة النظـر الكيماويـة ، قبـل إرتبـاط ذرة الكربـون ، الغيـر متماثلـة ، بمجمـوعتين متشـابهتين ، وآخـرين مختلفتين ، ولكنها تتصرف ، في وجود الإنزيم ، كمـا لـو كانـت غيـر متماثلـة ، لقدرة الإنـزيم علـي التمييـز بـين المجمـوعتين المتشـابهتين ، فيظهـر نشـاطه الفسيولوجي علـى أحـدهما ، دون الآخـر ؛ أى أن العلاقـة بـين مـادة التفاعـل والإنزيم ، علاقة غير متماثلة ، رغم تماثل مـادة التفاعـل كيماويـاً . وقـد فسـر ذلك ، بطريقـة تعـرف بنظريـة Poly affinity theory التـي توضـح الطريقـة التي يؤثر بها التشابه الضوئي ، علـي تخصـص الإنـزيم ، والتـأثير علـى مـادة التفاعـل . فقـد إقتـرح Bergman قـديماً عـام 1941 أن هنـاك ثـلاث نقـاط إتصال ، أو إتحاد مؤقت ، بين الإنزيم ومـادة التفاعـل Substrate ، وهـى التـى

يركز عليها المركب داخل الإنـزيم ، عند إتحادهما مؤقتاً ، لتكوين المركب الجديد ، فعلى سبيل المثال ، يوجد بين جزئ الجلسرول ، وحمض الستريك درجة من مستوي التماثل ، فأحدهما صورة مرآوية للآخر حسب الشكل :



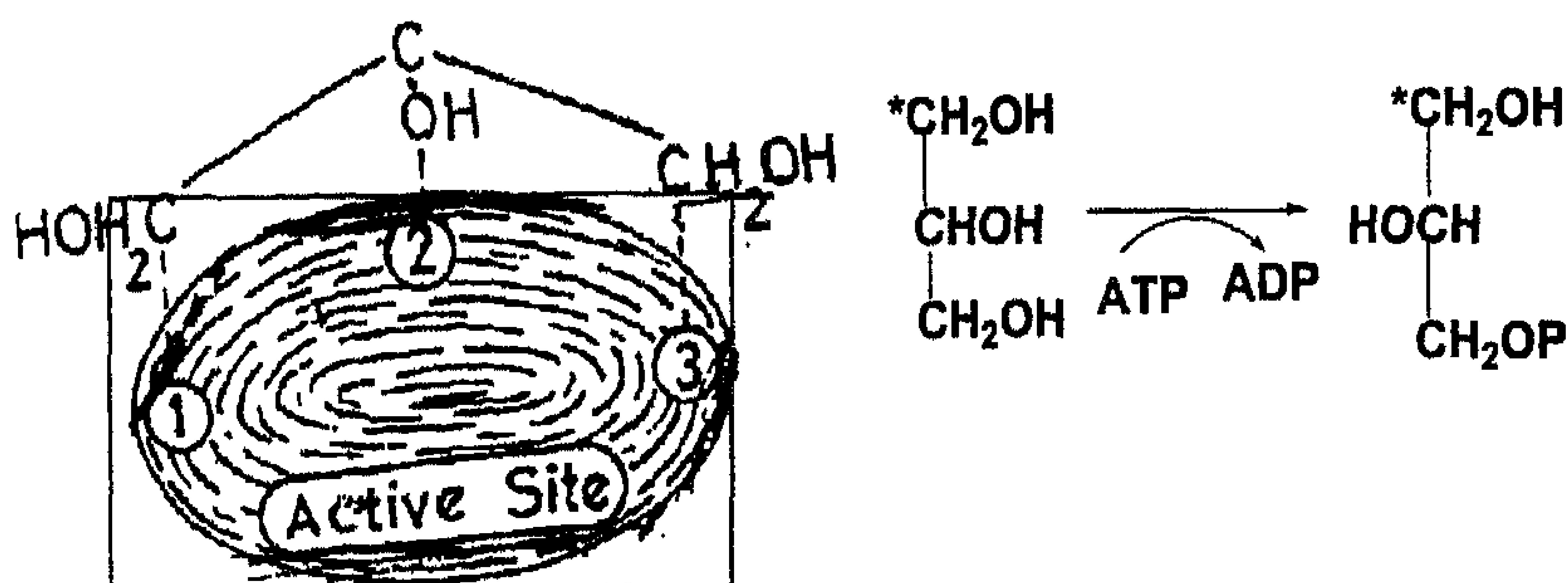
ولكنهما يتصرفان ، في وجود الإنـزيم ، كمركبات غير متشابهة ، فنقط الإرتكاز الثلاثة ، داخل الإنزيم ، لا تنطبق إلاّ على مركب واحد ، في وضعه الصحيح ٠ حيث يكون التطابق تاماً مع المواضع النشطة ، في الإنزيم ، أي إرتباط كل مجموعة إنزيمية ، بما يقابلها من مادة التفاعل ، فيظهر المركب وكأنة غير متماثل ، كما يوضح ذلك التخطيط الآتي :



ويلاحظ من الشكل وجود مجموعتين متماثلتين على ذرة كربون غير متناسقة في جزئ التفاعل ، إلا أن كل منهما لا يرتكز إلا على المكان المخصص له على سطح الإنزيم ٠

وإذا غيرت أحدهما مكان الأخرى ، يظهر عدم التناسق ، بين المجموعتين المتشابهتين ، مع الأماكن الفعالة بالإنزيم ، ولا يتم الإتحاد المؤقت بينهما ، ويقف التفاعل .

وبتطبيق النظرية السابقة ، يمكن تفسير تفاعل فسفرة الجلسرول ، تحت تأثير إنزيم Glycerol Kinase ، في وجود قرين الإنزيم ATP ، وتكوين **L glycerol - 3(P)** فقط . وهي مفسفرة لاتماثلية ، لجزئ متماثل ، وهو الجلسرول . وقد تأكد ذلك بإستخدام الكربون المشع ، على ذرة كربون رقم ١ فقط ، كما يلي :-



كما يمكن تفسير تكوين حمض اللكتيك اليساري ، فقط ، L-Lactate دون الشبية اليميني D-Lactate ، كناتج لا تماثلي ، لإختزال جزئ متماثل ، عديم الخاصية المرآوية Optically inactive ، هو جزئ البيروفيت في تفاعل إنزيمي إختزالي .

الفصل السابع

طبيعة فعل الإنزيمات وآلياته

- طبيعة الفعل الإنزيمى .
- آليات الفعل الإنزيمى .

الفصل السابع

طبيعة فعل الإنزيمات وآلياته

طبيعة الفعـــل الإنزيمي Nature of enzyme processes

من الصعوبة بمكان تحديد كيفية فعـــل الإنـــزيم ، وميكانيكيـــة عملـــه ، فـــي خفض قيمة طاقة التنشيط اللازمة لتفاعل كيماوي ما ، وذلـــك علـــى وجـــه الدقـــة ، فقد تباينـــت الآراء ، والنظريـــات ، التـــي وضـــعت لتفســـير ذلـــك . وأكثـــر الآراء قبـــولاً ، هـــو الإفتـــراض بإتحـــاد الإنـــزيم ، بطريقـــة مـــا ، مـــع مـــادة التفاعـــل Substrate ، ويتكون معقد ، في صورة بنائيـــة ، أكثـــر إســـتقراراً ، يتغيـــر معهـــا الشكل العام للإنزيم ومادة التفاعل • ويكـــون لهـــذا المعقـــد ، طاقـــة تنشـــيطية أقـــل من طاقة تنشيط مادة التفاعل الحرة ، الغيـــر مرتبطـــة مـــع الإنـــزيم • ثـــم يتحلـــل هذا المعقد المؤقت ، مـــرة أخـــرى ، إلـــي الإنـــزيم ، والمـــادة الناتجـــة Product ، عن تغير كيماوي لمادة التفاعل •

ورغم أن هذا الـــرأى ؛ أى تكـــوين المعقـــد ، المؤقـــت ؛ أكدتـــه دراســـات معدل التفاعـــل الإنزيمـــي Kinetic Studies ، وتغيـــر لـــون محلـــول الإنـــزيم ، وقياس أطيافة اللونية ، خلال مراحل فقدة لنشـــاطة وتفاعلـــة ، إضـــافة لعـــدم تغيـــر حالتة الفيزيائية – denaturation فى صورتة المرتبطـــة – تحـــت تـــاثير درجـــة الحرارة أو تلفة •إلا أن المتفقين عليه ، قد إختلفوا ، فيما بيـــنهم ، مـــن حيـــث كنـــه وطبيعة هذا الإتحاد ، فهل هو إتحـــاد فيزيقـــي أم كيمـــاوي ، أو كونـــه نـــوع مـــن أنواع الإدمصاص adsorption ، فـــي حـــدود تخصصـــية الإنـــزيم • فقـــد تكـــون صفة الإدمصاص متخصصة ، بدرجـــة أو بـــإخري ، طبقـــاً لطبيعـــة ســـطح مـــادة الإدمصاص ، والصفات الكيماوية للمواد المدمصـــة عليهـــا• وهـــذه التخصصـــية – كما ســـبق أن بينّـــا – تفتـــرض وجـــود مراكـــز نشـــطة active or center cites على سطح الإنزيم ، موزعـــه بشـــكل فراغـــي ، أو هندســـي ، مناســـب ، يتطـــابق معها المجاميع الفعالة فى مـــادة التفاعـــل (المـــادة المدمصـــة) ، تشـــبه تماماًعلاقـــة

القفل بالمفتاح Lock and Key relationship ، وهـو مجـال تتبـاين فيـه الآراء كثيراً . كما تتباين الآراء حـول طبيعـة القـوى الرابطـة ، بـين الإنـزيم ومـادة التفعل ، وطبيعة المجاميع الفعالة ، والتي تختلف من إنزيم لآخر .

وبعيداً عن هذه الإختلافات في الآراء ، فقـد ثبـت وجـود نـوع مـا مـن الإتحاد بـين الإنـزيم ، والمـادة الداخلـة فـي التفاعـل ، تـتم ، طبقـاً لنظريـة Michaelis ، على مرحلتين هما :

الأولـى : الإتحـاد المؤقـت بـين الإنـزيم والمـادة التـي تـؤثر عليهـا الإنـزيم Substrate ، فيتكون مركب معقد مؤقت ، غير مسـتقر ، وذلـك بصـرف النظـر عن طبيعة هذا الإتحاد وطبيعة الروابط بينهما .

الثانية : تحلل المركب المعقد المؤقـت ، بسـرعة ، وبسـهولة جـداً ، إلـي نـواتج التفاعل ، مع تحرر الإنزيم ، مرة أخرى . ومن أمثلة ذلـك ، تحلـل فـوق أكسـيد الهيدروجين ، بفعـل إنـزيم Peroxidase ، إلـي مـاء وأوكسـجين ذرى . فعنـد إضافة الإنزيم ، إلي مادة تفاعلة ، يتكـون مركـب معقـد ، أحمـر اللـون ، نظـراً لوجود عنصر الحديد الذى يدخل في تركيـب الجـزئ الإنزيمـي ، وهـو عنصـر لـه إمتصـاص إشـعاع ضـوئي كبيـر Absorption spectrum ، ذو أربعـة مجـاميع ، تقـرأ بجهـاز الطيـف الضـوئي Spectrophotometer عنـد ٦٤٥ ، ٥٣٨ ، ٥٤٨ ، ٨٨٩ nm في بداية التفاعـل. وخـلال التفاعـل ، يتغيـر اللـون ، فإذا زاد تركيز فـوق أكسـيد الهيـدروجين ، عـن الإنـزيم ، بنسـبة تصـل بـين ١٠ : ١ ، فإن الطيف الإشعاعي المتكـون ، للمعقـد الإنزيمـي – مـادة التفاعـل ، يمكن قراءتهـا عنـد طـول مـوجي قـدرة ٥٨٣ ، nm٥٤٥,٥ ، وهـي صـورة مختلفة .

وعند تمام التحلل ، يختفى اللـون ، وتظهـر مجمـوعتى طيـف مختلفتـين ، عن السابقه ، تقرأ عنـد ٥٦١ ، ٥٥٠,٥ nm ممـا يـدل علـى تكـوين مركـب جديد .ومن ناحية أخـري ، فمـن المعلـوم أن إضـافة البيروجـالول Pyrogallol (مـادة مانحـة ، أو معطيـة ، للهيـدروجين Hydrogen donator) إلـي إنـزيم البيروكسيديز وفوق أكسيد الهيـدروجين ، يتأكسـد البيروجـالول ، ويختـزل فـوق

أكسيد الهيدروجين ، وهو لا يختزل ، طبيعياً ، حالة عدم وجود معطي للهيدروجين .

ورغم إقتناع الكثير بنظرية القفل (المراكز النشطة فى الإنزيم) والمفتاح (المجموعات الفعالة فى مادة التفاعل) إلاّ أن المعارضين لها ، يرون أن المراكز النشطة فى جزئ الإنزيم الحر ، ليست ذات تراكيب محدودة ، ولا يمكنها ، أحياناً ، من التطابق التام ، وبطريقة مثالية ، مع المجموعات الفعالة ، فى مادة التفاعل ، أو النواتج ، فى أى تفاعل عكسي . ويرون – أى المعارضون للنظرية – أن التطابق قد يكون مع معقد وسطى آخر EZ ، يقع بين معقدين ؛ الأول هو المعقد الوسطي ، سريع التحلل ، بين الإنزيم ومادة التفاعل ES ، والآخر معقد وسطي مع التحلل ، أيضاً ولكن بين الإنزيم والمادة الناتجة EP ، يعرف باسم Transition state complex ، ويمكن تصور ذلك ، بالتفاعل التخطيطي الآتي :



$$E + S \rightleftharpoons ES \rightleftharpoons EZ \rightleftharpoons EP \rightleftharpoons E + P$$

حيث enzyme = E ، Product = P ، Substrate = S .

ويفترض Koshland (1963) صحة نظرية القفل والمفتاح ، ويؤكدها تفسير طبيعة عمل الإنزيم بدرجة كبيرة ، إلا أنه يرى لتفسير الملاحظات التي لا تتفق أو تتمشي مع النظرية ، بعدم ضرورة ثبات المراكز النشطة للإنزيم ، فى مواضع معينة للجزيئ البروتيني ، ولكنها أى هذه المراكز ، تقع فى منطقة مرنة Flexible region يمكنها التكيف ، من حيث التطابق ، مع المجموعات الفعالة ، فى مادة التفاعل .

وعلى ذلك ، يمكن للإنزيم ، أن يتحد مع عدد من مواد التفاعل ، المتشابهة تركيبياً ، وعرفت نظريتة بإسم Induced fit theory .

وفي عام (1965) قدم Koshland نظريتة . وفيها ، إفترض أن الإنزيم له شكل فراغي محدد ، ويحتوي على عدة مجاميع فعالة مساعدة ، تقع فى المراكز النشطة له ، ولا يتم الإتحاد التطابقي بينها وبين مادة التفاعل ، إلاّ إذا كانت المجاميع فى وضع معين ، وتوجيه خاص بين بعضها والبعض الآخر ، وكذا بينها وبين المراكز الفعالة ، فى مادة التفاعل الأم .

أما إنزيم الفوسفوريلز ، فإنه يساعد في كسر الرابطة C - O ويكّون Glycosyl – E complex ، ولذا يعرف كإنزيم ناقل للجلوكوز Trans glycosylase • ومما يؤيد كون إنزيم الفوسفوريلز إنزيم ناقل لمجموعة الفوسفات Transphosphorylase ، إمكانية منحة مجموعة فوسفات ، لأى مستقبل ، أو قابل عضوى ، بدلاً من التحليل المائي ، للمركب الوسطي Phosphoryl-enzyme-complex ، وفي ذلك محافظة كبيرة على الطاقة ، فيمكن مثلاً ، أن يستقبل الكحول ، مجموعة فوسفات ، من المركب الوسطي ، مكوناً Glycerol-phosphate •

ومن هنا يمكن تفهم لماذا يستطيع إنزيم ما ، أن يعمل كعامل مساعد ، لعدة تفاعلات إنزيمية ؟ حيث يمكن للمركب الوسطي Enzyme – substrate أن يتفاعل مع مواد مختلفة •

وباستخدام النظائر المشعة أمكن معرفة التبادل الأيزوتوبي ، لمسار الإنزيم الناقل ، لجزئ السكسينيت المشع ، مع Succinyl – Co~A حسب المعادلة :


Succinyl - Co~A + Succinate ⇌ Succinyl* - Co~A + Succinate

وهو ما يؤكد تكون المركب المعقد Enzyme – Co~A Complex ، والذي يتفاعل ، عكسياً ، مع السكسينيت المشعة • ولذا ، يمكن أن يطلق على مثل هذا الإنزيم ، Co~A transferase •

ورغم هذا كله ، فلم يتحقق صحه نظرية Koshland بصورة كاملة ، وظل السؤال الهام ، في هذا المجال ، دون إجابة واضحة ، محددة • ألا وهو ، كيف يمكن للمركب الوسطي ، المتكون ، أن يخفض من قيمة طاقة التنشيط ، اللازمة للتفاعل الكيماوي؟ وكيف يمكن الإسراع من معدل التفاعل الإنزيمي ؟

آليات (ميكانيكيات) الفعل الإنزيمي Mode of action

يمكن أن تظل الإنزيمات – لكي تمارس عملها – داخل الخلية ، وهي الإنزيمات التي يطلق عليها Intracellular ferments enzymes ، أو قد تفرزها الخلية للوسط الخارجي وهي معروفة بمجموعة إنزيمات

Extracellular ferments enzymes ، مثـــل الإنزيمـــات التـــي تفرزهـــا الكائنات الحيه الدقيقة ، أو جذور النباتات إلي الوسط الخارجي ٠

وتتشابه آلية أو ميكانيكية عمــل المجمــوعتين ، مــن حيــث الإتحــاد مــع مادة التفاعل ، وتكوين المعقد الغيــر مســتقر ، ســهل التحلــل ٠ فمــن المعلــوم أن الإنزيم يتكون من جــزء بروتينـــي ، ذو وزن جــزئ مرتفـــع ، وهـــو متخصـــص على مادة تفاعل أم معينــة ، وجــزء مســاعد متخصصـــاً علـــى تفاعــل معــين ، ويكون الإتحاد بين المراكز النشطة ، فـــي الإنـــزيم ، والمجموعـــات الفعالـــة ، فـــى مادة التفاعل ، لتكوين معقد الإنزيم – مـــادة التفاعـــل ، إمـــا بـــروابط هيدروجينيـــة Hydrogen bonds ، أو تســـاهمية Covalent bonds ، أو أيونيـــة ٠ وهـــي روابط تحـــافظ علـــى التركيـــب البنـــائي ، الـــذاتي ، لجـــزئ البـــروتين ، المكـــون للإنزيم ، وتتابع سلاسل أحماضه الأمينية ، بحيث تكـــون سلســـلة ببتيديـــة معينـــة ، هي المسئولة عن الإتحاد الإنزيمي ، بـــدليل إمكانيـــة فصـــل جـــزء مـــن السلســـلة الببتيدية ، المكونة للجزئ البروتينـــي ، لـــبعض الإنزيمـــات ، دون أن يـــؤثر ذلـــك على حيويتها ، بفرض أن الجـــزء المفصـــول هـــذا غيـــر مســـئول عـــن الـــربط ، أو الإتحاد ، بين الإنزيم ومادة التفاعل ٠

وتتكـــون روابـــط قويـــة لاقطبيـــة non polar forces or hydrophobic forces عديدة ، بين أجـــزاء مختلفـــة ، لمجمـــوعتين هيـــدروكربونيتين ، كـــارهتين للماء ، ينتحيان جانباً ، بعيداً عن الطور المائي الذي يتقـــارب بعضـــه مـــن الـــبعض الآخر ٠

و قد يكون المركز النشط أحـــد أيونـــات المعـــادن ، الداخلـــة فـــى تركيـــب الإنزيم ، وهو أيـــون ذو شـــحنة موجبـــة ، أى عامـــل إكتروفيلـــي قـــوى ، يمكنـــه المشاركة فى التفاعل ، مع المجاميع الفعالـــة ، فـــى مـــادة التفاعـــل ٠ وفـــى هـــذه الحالة ، يـــرتبط الأيـــون المعـــدني ، بمجموعـــة فعالـــة ، أو أخـــري ، مـــن مـــادة التفاعـــل ، فيكـــون مركـــب وســـطي مخلبـــي Chelated intermediary compound ، بين الإنزيم ومادة التفاعل ٠

والمراكز النشطة فى الإنزيم ، قد تكـــون مجموعـــة أمـــين واحـــدة NH_2– ، لإحدى وحـــدات الحمـــض الأمينـــي Lysine ، ببـــروتين الإنـــزيم ، وفـــي هـــذه

الحالة ينشأ رابطة أيونية ، بينهـا وبـين أيونـات الكربوكسـيلات الطليقـة COO^-– ، الموجـودة فـي مـادة التفاعـل ، مثـل إنـزيم السكسـنيك الديهيـدروجينيز Succinate dehydrogenase ، الـذي يسـاعد ، عكسـياً ، فـي أكسـدة السكسينات أو إختزال hydrogenation الفيوماريت •

هذا •• وقد يكون المركـز النشـط فـي الإنـزيم ، مكونـا مـن وحـدات لأحماض أمينية متقاربة ، ومشـتركة فـي السلسـلة الببتيديـة ، المكونـة لبـروتين الإنزيم ، وتتقارب هذه الوحـدات ، كنتيجـة طبيعيـة ، لطـي السلسـلة الببتيديـة ، وإنحنائها ، فـي إتجاهـات متعـددة ، وبطـرق مختلفـة ، فـي التركيـب البنـائي الطبيعي ، للبروتين الإنزيمـي • وإذا مـا تغيرهـذا التركيـب ، وتغيـرت طبيعتـة الفيزيائية denaturation ، يفقـد الإنـزيم نشـاطة الفسـيولوجي • ومـن هنـا ، يظهر أهمية الشكل الفراغي ، الثلاثـي الأبعـاد ، لمراكـز النشـاط فـي البـروتين الإنزيمي •ومـن أمثلـة ذلـك الأحمـاض الأمينيـة Systein , Serin , Histidin وهي من الأحماض الأمينية المشتركة في تكـوين المراكـز النشـطة للإنزيمـات • ووجودها بهذا الترتيب ، يعنـي كفاءتهـا التنشـيطية• حيـث يـؤدى هـذا الإتحـاد المحدد بين الإنزيم ومـادة التفاعـل الأم ، إلـي خفـض طاقـة التنشـيط اللازمـة للتفاعل • فالسلسلة الجانبية ، لوحدة الحمـض الأمينـي للإنـزيم ، هـي المسـئولة عن ربط الإنزيم ، بمادة التفاعـل • وفـي نفـس الوقـت ، تحـافظ علـى تركيبـه البنائي الذاتي •

وقد يعطي وجود بعض الأحماض الأمينية المشـتركة فـي تكـوين جـزئ البروتين ، المكون للإنزيم ، شـكلاً خاصـاً لـه ، مـؤثرة بـذلك علـى التركيـب الفراغي للإنزيم • فلشكل الإنزيم أهميـة خاصـة ، ومحـددة لميكانيكيـة عملـة • فقد يأخذ الإنزيم الشكل الإبتدائي ، النـاتج عـن تـرابط الأحمـاض الأمينيـة ، فـي الشق البروتيني ، المكون للإنزيم ، بروابط ببتيدية ، أو قـد يأخـذ الشـكل الثـانوي ، حيث تتشكل الأحمـاض الأمينيـة المرتبطـة حلزونيـاً مكونـة بـذلك ، تركيـب فراغي محدد • وقد تدخل التركيبات الثلاثـة ، المعروفـة لجـزئ البـروتبن ، فـي تكوين الإنزيم ؛ مثل جزئ الألبـومين البروتينـي ، والـذي يتكـون مـن التركيـب البسيط ، والثانوي ، والإثنان معاً .

كما أن وجود البرولامين ، مثلاً ، فى السلسلة الببتيدية ، يعطي بعض الإنحناء ، فى التركيب الفراغي لجزئ البروتين ، وهذا الإنحناء من العوامل المحددة لمدى فعالية ونشاط الإنزيم ٠

بالإضافة لذلك ، يعتبر وجود الروابط الكبريتية ، فى جزئ البروتين ، من العوامل المحددة لفاعلية الإنزيم ، بفرض عدم التأثير على مراكز النشاط ٠ وتتكون ، في هذه الحالة ، روابط تساهمية ، بين المراكز النشطة في الإنزيم ، ومادة التفاعل ؛ مثل رابطة ثنائي الكبريتيد disulfide bond ، التي تتكون من مجموعتين ، سلفهيدريل ، أحدهما بجزئ البروتين الإنزيمي ، والأخري فى جزئ مادة التفاعل ٠

ومن الملاحظ ، أن العامل المحدد لمراكز النشاط الإنزيمية ، هو ترتيب وضع الأحماض الأمينية ، بعضها بالنسبة لبعض ، في سلاسل البروتينات ٠ حيث تكتسب شحنات معينة ، تحدد نوع الروابط بينها ٠ فقد تم دراسة المواضع النشطة ، فى جزئ الإنزيم ، والمجموعات الفعالة ، في مادة التفاعل ، بإستخدام المعوقات الإنزيمية التنافسية ، كما تمت دراسة أثر إحداث التغير في تركيب جزئ مادة التفاعل ، على النشاط الإنزيمي ٠ وأوضحت نتائج هذه الدراسات ، أن الإتحاد بين الإنزيم ومادة التفاعل ، يتم في أكثر من نقطة ، بين المواضع النشطة ، والمجاميع الفعالة ، بعلاقة القفل والمفتاح ، التي أوضحناها ، وبأى من الروابط الهيدروجينية ، أو التساهمية ، أو الأيونية ، كما أشرنا ٠

ففي الروابط الهيدروجينية ، وهي روابط ضعيفة ، (٤,٥ كيلو سعر) ، يقوي بعضها بعضاً لكثرة عددها ، يتم الإرتباط ، مثلاً ، بين ذرة هيدروجين موجبة ، في الجزئ الإنزيمي ، ومجموعة هيدروكسيل سالبة ، أو أى مجموعة سالبة ، كذرة نتروجين ، مقابلة لبروتين الإنزيم ، فى مادة التفاعل ٠

ويرجع سبب تكون هذه الرابطة ، إلي ميل الأولي لمشاركة أى من الأوكسجين أو النتروجين فى إلكتروناتها ٠





وقد يتم الإتحاد بفعل قوى Van der waals ، بين السلاسل الهيدروكربونية الجانبية ، لبروتين الإنزيم وتلك الموجودة في المجاميع الهيدروكربونية ، والمقابلة لها فى مادة التفاعل ٠

هذا ٠٠٠ وقد اقترح (1966) Rapoport ميكانيكية الفعل الإنزيمي ، على أساس كيميائي ، عضوي ، نظري ٠ ولتبسيط إقتراحة ، فقد إفترض وجود مركب ما ، وليكن SX ، يتفاعل مع المادة Y ، لتكوين المادة X + Y S – حسب المعادلة



$$Y + SX \rightleftharpoons X + YS$$

وفى هذه المعادلة يفترض Rapoport مايلي :-

١- بين نقطة بدء التفاعل ونهايتة ، لابد من تكوين مركب مرحلي ، يمكن كتابتة ، مجازاً ، بالشكل Y ... S ... X

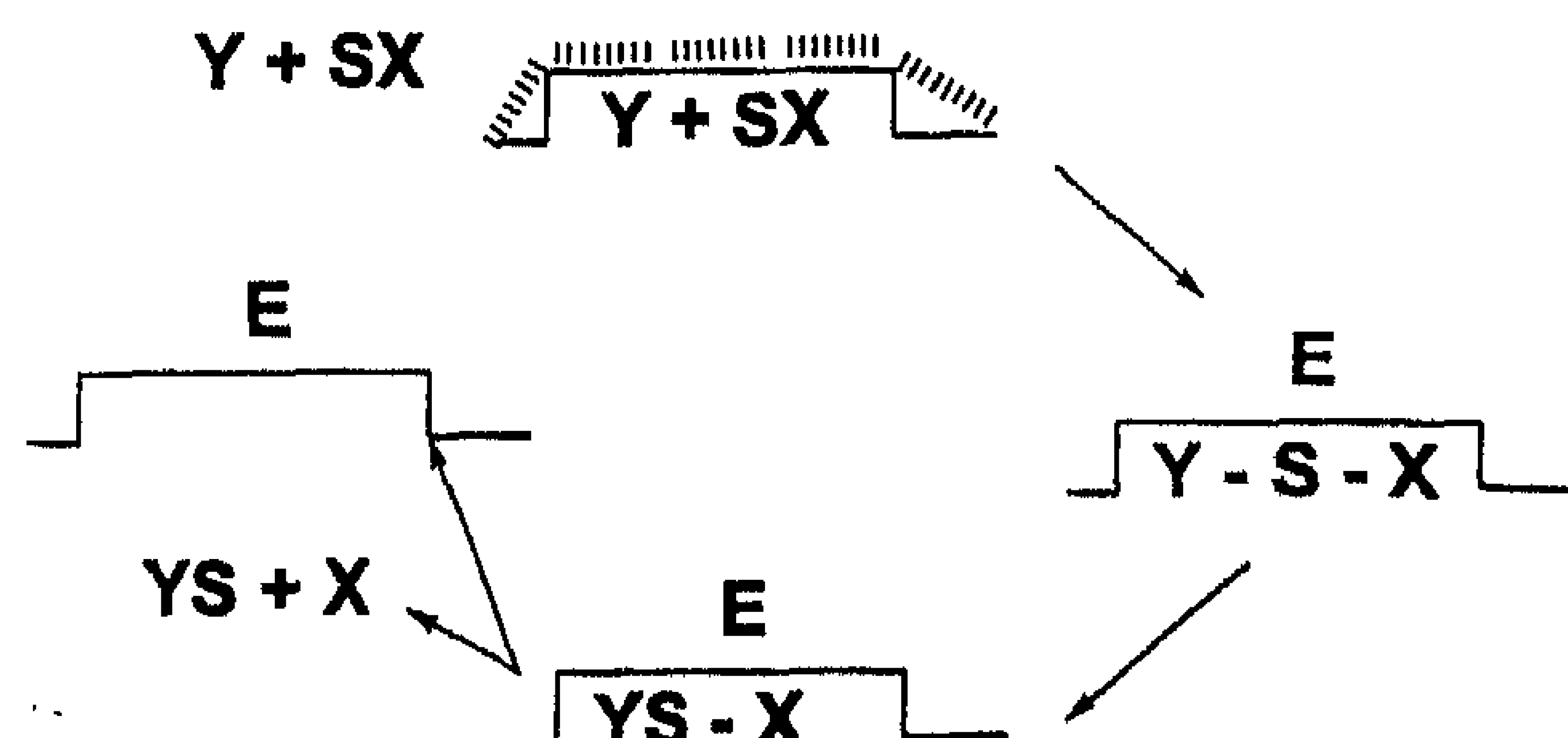
٢- وجود مادة حاملة ، تعمل على إختزال المركب Y Substituent ، على الجزئ S ، فى مكان ربط ، أو إتحاد ، مقابل لمكان ربط X ، مما يوضح ظاهرة تغير التركيب الفراغي للمركب S ، عند إرتباطه بالمركب Y

٣- جميع المؤثرات التي تضعف الرابطة X ... S ، تزيد من إحتمال الرابطة Y .. S ، وتخفض بالتالي ، طاقة التنشيط اللازمة لإتمام الربط S – Y

٤- جزيئات مادة التفاعل ، المرتبطة بالإنزيم ، تختلف فعاليتها ، أحياناً ، عن الجزيئات الحرة ، للمادة نفسها ٠

وهذا التصور ، ينسجم ، إلي حد كبير ، مع نظرية Koshland (1965) ، حيث أن مجموعة الربط بين المتفاعلات ، على مناطق النشاط ، فى الإنزيم ، يساعد على إتمام التفاعل ٠ وأن فعالية الجزئ ، تحددة عدة عوامل ، من بينها ، التوزيع الفراغي للإلكترونات ، حول مختلف الذرات ٠

ويمكن تبسيط ذلك فى التفاعل الآتي :



ومن الجدير بالذكر ، أن الروابط العديدة ، على إختلاف أنواعها ، التي تنشأ بين المجاميع الفعالة ، ومراكز النشاط ، في مادة التفاعل ، والإنزيم ، على الترتيب ، هي روابط ذات طبيعة إلكترونية ٠ تتضمن تفاعل إلكتروني بين الذرات المترابطة ، وهو يؤدي بالتبعية ، إلي إعادة توزيع الإلكترونات ، بين مكونات المركب المعقد ، في صالح خفض قيمة طاقة التنشيط اللازمة لإستمرار التفاعل ، وزيادة فعاليته ٠

وقد تكون زيادة فعالية المركب المعقد ، وانخفاض قيمة طاقة التنشيط اللازمة لإستمرار التفاعل ، راجعة ليس فقط إلي إعادة توزيع الإلكترونات بين مكوناته المرتبطة بشكل معقد تركيبي ، ولكن قد تكون راجعة إلي إلتواء أو إنثناء ، سلاسلة الهيدروكربونية المكونة له ، نتيجة وجود الروابط المختلفة ، بين هذه المكونات ، وما ينتابها من إجهاد ٠

أما عن آلية حدوث التفاعل ، وميكانيكيته ، بين جزيئات الإنزيم ومادة التفاعل ، فتتحكم فيها قوانين الديناميكا الحرارية ، السابق الإشارة إليها ٠ فهي رهن حدوث التصادم ، بين هذه الجزيئات ، إلي الحد الأدنى ، الذي تتخطى فيه قيمة طاقة التنشيط اللازمة ٠ ويمكن قياسها ، بقياس قيمة الطاقة الحرة الناتجة ٠ وهي الطاقة الفعلية ، الناتجة عن التفاعل ، قبل تكوين Δg ، المركب الوسطي ٠ وهذه الطاقة ، الناشئة عن التصادم ، لا تكفي حال كون المواد المتفاعلة جزيئات عضوية كبيرة ٠ ولذا يتحكم فيها ، بالإضافة إلي ذلك ، الوقت اللازم للتفاعل ٠ وهو الذي يفسر بطئ التفاعلات الإنزيمية ؛ حيث تحتاج لفترة طويلة نسبياً ، تلتقي فيها المجاميع الفعالة ، أثناء التصادمات ،

بحيث تكفي لإتمام التفاعل ، وعلى مراحل ، يتم خلالها إرتباط الإنزيم ، مع أحد مواد التفاعل ، من خلال مراكز نشاطة ، والمجموعات الفعالة بالمادة المتفاعلة ، وتكوين معقد مؤقت ، تصطدم به مادة التفاعل الإخري ، أو ترتبط مع الإنزيم بطريقة مشابهة لإرتباط مادة التفاعل الأولى ٠ وبهذة الطريقة ، يتحقق إلتقاء المجموعات الفعالة للمادتين معاً ، مما يزيد إحتمالية إصطدامها بطريقة صحيحة ، لفترة من الزمن ، حتي يتم حدوث التفاعل بينهما ، بعلاقة صحيحة ، تظل قائمة وثابتة .

الفصل الثامن

إستخلاص الإنزيمات وتقدير درجة نشاطها الفسيولوجى

- إستخلاص الإنزيمات وتنقيتها .
- تحضير المستخلص الخلوى .
  - طريقة الطرد المركزى التفاضلى .
  - طريقة الطرد المركزى بانحدار الكثافة .
- تنقية الإنزيمات :
  - الفصل الغشائى .
  - الترسيب باستخدام المذيبات العضوية .
  - الترسيب الجزيئى بالأملاح .
  - الامتصاص الجزيئى .
  - الفصل اللونى الكروماتوجرافى بالعامود .
  - التبلور .
- بعض طرق تقدير نشاط الإنزيم :
  - الطرق اللونية .
  - الطرق المانومترية .
  - الطرق الراديومترية .
- النشاط الإنزيمى :
  - وحدة الإنزيم .
  - النشاط النوعى .

الفصل الثامن

إستخلاص الإنزيمات وتقدير درجة نشاطها الفسيولوجى

إستخلاص الإنزيمات وتنقيتها :

أمكن إستخلاص ، وتحضير ، كثير من الإنزيمات ، وفصلها فى حالة نقية متبلورة ، من مصادر حيوانية و نباتية مختلفة ٠ ويختلف نشاطها ، وخواصها ، تبعاً لنوع المصدر ، ونوع الإنزيم ، وحجم الجزئ الإنزيمي ، بالنسبة لحجم البروتين الكلي ٠ ومن أهم المصادر النباتية ، الخلايا الميكروبية ، كالفطريات مثل فطرة الخميرة ، والبكتريا ، والطحالب ٠ وقد تكون الإنزيمات المفرزة داخلياً ، وتتجمع Endoenzyme ، أو قد تفرز إلي الوسط الخارجي Exoenzyme ، هذا ٠٠٠ وقد أمكن إستخلاص كثير من الإنزيمات فى حالة نقية من عضيات وخلايا النبات الراقي٠

ومن الناحية الإقتصادية ، يلزم لإستخلاص الإنزيم من مصادرة ، أن تحتوي ، هذه المصادر ، على كمية كافية من الإنزيم ، تسمح بإستخلاصة ، بكمية إقتصادية ومناسبة ، أو أن يتواجد بها الإنزيم بتركيز مرتفع نسبياً ٠ فعلى سبيل المثال يلزم لفصل إنزيم أكسيديز الكاتيكول Tyrosinase ١٥ كجم من عيش الغراب ، بينما يكفي جرامات قليلة من سم الثعبان لفصل إنزيم L amino acid oxidase . ويستخدم ، حالياً ، كثير من الميكروبات ، لإنتاج الإنزيمات على مستوي تجاري ، وهذه إما أن تفرزة داخلياً Endoenzyme كما قلنا ، وفي هذه الحالة يتحصل على الإنزيم بتكسير الخلايا ، أو قد تفرزة الخلايا خارجياً Exoenzyme ، وفى هذه الحالة يمكن الحصول علية من راشح المزارع ٠وقد يتم تحفيز Induction زيادة كمية الإنزيم المتكونة ، بإضافة مادة التفاعل Substrate إلي البيئة ، التي ينمو عليها الميكروب .

والطرق المتبعة فى تحضير الإنزيمات ، وعزلها ، من الأنسجة والخلايا ، هي نفسها الطرق التي تتبع في تحضير البروتينات ، وأهمها استخدام التمليح Salting out بكبريتات الأمونيوم ، ثم استخدام الفصل الغشائي Dialysis ، والترسيب عند نقطة التعادل الكهربي Iso electric point . وهناك طرق أخرى عديدة . وفي جميع هذه الطرق ، يجب مراعاة عدم تغيير طبيعة الإنزيمات البروتينية بأى من الأحماض أو القلويات المستخدمة ، أو أى من العوامل الإخري كدرجة الحرارة المرتفعة التي تسبب تلف الإنزيم وفقد نشاطه Denaturation .

وفى المصادر الحيوانية وخلايا النباتات الراقية ، قد تتواجد بعض الإنزيمات في السيتوبلازم ، والسوائل الخلوية الأخرى ، فى صورة ذائبة ، وهي إنزيمات سهلة الفصل والتحضير وقد تتواجد – وهو الغالب – في العضيات الخلوية Cytoplasic granules . ويتم إستخلاص الإنزيمات من الأخيرة بسحق الخلايا ، وإتلاف أغشيتها ، وفصلها إذا كانت هذه الإنزيمات من النوع الذي يحتفظ بنشاطة الفسيولوجى خارج العضيات المكونة له ، أما إذا كانت الإنزيمات من النوع الفاقد لنشاطه إذا فصلت عن عضياتها الخلوية ، فإن هذه الإنزيمات يصعب الحصول عليها فى حالة نقية ، أو في حالة متبلورة ، كما لايمكن التعرف على تأثيرها الفسيولوجي ، أو تقدير نشاطها الإنزيمي ، في محاليل متجانسة ، أو تقديرها بالطرق التحليلية الكمية . ومن أمثلة هذه الإنزيمات الأخيرة مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال ، والتي تفقد نشاطها عند عزلها من الميتوكوندريا Mitochondria .

و تتبع عادة الطرق المبنية على قياس سرعة النشاط الإنزيمي لهذه المستحضرات الإنزيمية الخام أى غير النقية مع مواد التفاعل التي تؤثر عليها . ولتقدير نشاط مثل هذه الإنزيمات – يصعب الحصول عليها في حالة نقية – وتتناسب سرعة النشاط طردياً مع درجة تركيز هذه الإنزيمات في مثل هذه المستحضرات .

ولهذا الغرض ، يستخدم وزن معلوم من مادة التفاعل Substrate ، ويخلط مع المستحضر الإنزيمي الخام ، وتهيئة الوسط المناسب لعمل الإنزيم

من تركيز أيونات الهيدروجين ، ودرجة حرارة ، ثم يقاس نواتج تحليل مادة التفاعل ، بعد فترة زمنية محددة ، في وجود ، وعدم ، وجود المستضر الإنزيمي • ومنه يمكن تقدير درجة النشاط الإنزيمي .

تحضير المستخلص الخلوي :

بعد تطوير تقنيات استخلاص الإنزيمات ، أمكن إستخلاص و دراسة نشاط كثير من الإنزيمات النقية المستخلصة من الكائنات الميكروبية العديدة ، كالبكتريا والخمائر والأشنات ، بسبب عدم تعقيد تركيبها ، وإحتوائها على نسبة عالية من البروتين . وقد أصبحت هذه الكائنات مصدراً تجارياً هاماً للإنزيمات طالما كان الإنزيم ذو إفراز خارجي سهل فصلة • أما إذا كان الإنزيم ذو إفراز داخلى ، فيتم ، فى هذه الحالة ، تكسير جدر الخلايا بأى من الطرق الموضحه أدناه ، مع مراعاة إستخدام درجة الحرارة التي لا يتأثر عندها نشاط الإنزيم ، وتجنب الأجزاء المعدنية بالأدوات والأجهزة المستخدمة ، حتى لا يتأثر نشاط بعض الإنزيمات :

١- طرق الطحن الميكانيكي ، فى هاون صيني ، أو خزفي • وقد يكون ذلك فى وجود حبيبات الرمل النظيف •

٢- الطحن بإستخدام طاحونة خلايا كهربية ، مع إستعمال كرات زجاجية ، ومنها أقطار مختلفة ، ويستخدم القطر المناسب منها ، ويكون ذلك تحت ظروف تبريد خاصة • وقد يتم الطحن والخلايا بصورة مجمدة ، لتسهيله ، ومنع الدنترة .

٣- استخدام جهاز الموجات الفوق صوتية Ultrasonic .

٤- التحلل الذاتي Autolysis للخلية ، وفي هذه الطريقة تترك الخلايا حتي تتحلل جدرانها الخلوية ، إنزيمياً بفصل الإنزيمات المحللة ، على أن يضاف مواد منظمة Buffer ، وأخرى حافظة ، مثل خلات الإيثيل ، أو كبريتيد الصوديوم ، وهي مواد لا تؤثر على خواص الإنزيم . وتستخدم هذه الطريقة عند فصل إنزيم الأنفرتيز من الخميرة .

٥- التحلل الإنزيمي لجدر الخلايا باستخدام إنزيمات خاصة Lyasis .

كما أمكن باستخدام التقنيات الحديثة فصل واستخلاص الإنزيمات في صورة نقية من النباتات الراقية ، فمن المعلوم أن هناك إنعزال مكاني للعمليات الحيوية ، داخل الخلية النباتية ، طبقاً لنظرية التنظيم الدقيق السابق إيضاحها Comparatmentation ، وأن الجسيمات الخلوية Cytoplasmic granules تحاط بأغشية خلوية للمحافظة على الإنزيمات الخاصة بها . وأن لكل عضي خلوي organelles خصائص معينة في الحجم ، والكثافة . وقد ساعدت هذه الخصائص كثيراً في عزل العضيات الخلوية cell organelles . وأهم طرق عزل العضيات الخلوية مايلي :

أ) طريقة الطرد المركزي التفاضلي Differential Centrifugation

وتعتمد على إختلاف الكتلة ، بين العضيات المختلفة ، فبعد سحق الخلايا في محلول السكروز أو المانيتول Manitol (سوي الإزموزية أو زائد الأزموزية قليلاً ، لحفظ الجسيمات الخلوية كاملة ، دون تحلل) تجري عملية الطرد المركزي التفاضلي Differential Centrifugation ، باستخدام أجهزة الطرد المركزي ، ثم تفصل العضيات لإستخلاص إنزيماتها وتنقيتها .

ب) طريقة الطرد المركزي بإنحدار الكثافة :

Density gradient Centrifugation

يمكن فصل العضيات الخلوية ؛ مثل الميتوكوندريا Metochondria، والإسفيروزومات Spherosomes ، علي أساس إختلاف الكثافة بين هذه العضيات وبعضها البعض ، وذلك باستعمال طريقة إنحدار الكثافة وتدرجها Centrifugation Density Gradient ، ومنها طريقة الطرد المركزي باستخدام محلول سكروز متدرج التركيز (Sucrose Gradient Centrifugation) . حيث يتم تحضير محاليل متدرجة التركيز من السكروز ، وتخلط مع العضيات الخلوية Cell Organelles ثم يوضع الخليط في أنبوب الطرد المركزي ، ويتم الفصل في شكل عدة طبقات باختلاف كثافتها .

ولقد أظهرت التجارب أن الرايبوسومات Ribosomes كأجزاء خلوية ، تتعلق بعملية تكوين البروتينات ، ولهذا تترافق الإنزيمات المتعلقة بتكوين البروتينات مع الرايبوسومات .

ومن الجدير بالذكر ، أن الإنزيمات ذات العلاقة بالتخليق الضوئي ، تتركز ، بصفة أساسية ، فى البلاستيدات الخضر Chloroplasts • أما التي تؤدى وظيفة التنفس ، فهى تتركز ، فى الميتوكوندريا Metochondria والسيتوبلازم . كما وجد أن أعلى نسبة لتركيز الإنزيمات توجد في الكلوروبلاست والميتوكندريات Metochondria على مستوي الخلية ، لغرض عمليتي التخليق الضوئي و التنفس . أما البحوث الجارية بشأن إنزيمات النواة فهي قليلة ، وقد درس منها الإنزيمات ذات العلاقة بإنقسام الخلايا ، والإنزيمات الهادمة للأحماض النووية•

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن السيتوبلازم الخالى من العضيات الخلوية Hayloplasm يحتوي علي العديد من الإنزيمات الهامة ، منها إنزيمات دورة التحلل الجليكولي Glycolysis ، وإنزيمات دورة البنتوز المفسفر Pentose Phosphate Pathway ، وإنزيمات تكوين البروتينات ، وبعض الإنزيمات المحللة الأخري ، بالإضافة إلي إنزيم الفوسفوريليز Phosphorylase الخاصة بهدم وتحليل النشا • كما تحتوي الخلايا علي بعض العضيات الخلوية ، الأخرى مثل الأجسام الكرية أو الأسفيروزمات Spherosomes والفجوات Vacuoles ، ولكل منها إنزيماتها الخاصة • وينتشر فى السيتوبلازم ، الليسوسومات وهى عضيات تحتوى على بعض الإنزيمات المحللة مثل Phosphatase والليبيز Lipase ••• وغيرها من إنزيمات التحليل المائي • كما وجد أن جذور بعض النباتات الراقية ، قد تفرز خارج خلاياها ، إنزيمات تحلل المواد الغذائية المعقدة ، لتجعلها مواد غذائية بسيطة التركيب بهدف سهولة إمتصاصها ، ومثلها فى ذلك مثل بعض الخلايا البكتيرية .

تنقية الإنزيمات

وأهم طرق تنقية الإنزيمات مايلي :

١- **الفصل الغشائي Dialysis** ، ويعتمد على مرور الجزيئات الصغيرة الحجم ، عبر غشاء منفذ ، أو شبة منفذ .

٢- **الترسيب بإستخدام المذيبات العضوية المختلفة** . وتعتمد على ترسيب بروتين ، الإنزيم ، باستخدام المذيب المناسب ، مثل الإيثانول ، أو الأسيتون ، على درجات الحرارة المنخفضة .

٣- **الترسيب الجزيئي بالأملاح** ; وتعتمد على إمكانية فصل البروتينات وترسيبها عن بعضها ، بتركيزات متدرجة من الأملاح . وأكثر الأملاح استخداماً ، وشيوعاً كبريتات الأمونيوم .

٤- **الإمتصاص الجزيئي** ; وتعتمد على إدمصاص الإنزيم على مادة مناسبة ، وغسلة أو امتصاص الشوائب منه ، وبقاء الإنزيم نقياً فى المحلول .

٥- **الفصل اللوني الكروماتوجرافي بالعامود** ; وهي من الطرق التي شاع إستخدامها فى تنقية الإنزيمات ، وتعمل إما بالأدمصاص ، أو بالتبادل الأيوني ، أو عن طريق غربلة الجزيئات .

٦- **التبلور** ، يتم إجراء عملية البلورة ، عدة مرات ، بغرض زيادة درجة النقاوة .

بعض طرق تقدير نشاط الإنزيم :

١- **الطرق اللونية :** وتعتمد على وجود مادة ما ، تتغير لونها ، بالتفاعل الإنزيمي ، أي يحدث تغير في الكثافة الضوئية مصاحبة للتفاعل ، ومن قياس هذا التغير يمكن حساب وتقدير النشاط الإنزيمي .

٢- **الطرق المانومترية :** وتعتمد على تقدير حجم غاز متصاعد من التفاعل الإنزيمي ، مثل تقدير حجم غاز ثاني أكسيد الكربون ، عند تقدير نشاط إنزيم Decarboxylase ، أو تقدير حجم غاز مستهلك في التفاعل ، مثل تقدير حجم الأكسجين اللازم لنشاط إنزيم الأوكسيديز Oxidase .

٣- **Radiometer pH** : وهو جهاز يمكن إستخدامه لتثبيت وسط التفاعل من حيث رقم الحموضة .pH ، بإضافة حامض أو قلوى خلال التفاعل الإنزيمي ٠ ومن كمية الإضافات يمكن الحصول على منحني يوضح النشاط الإنزيمي٠

٤- طرق تعتمد على تغير لون صبغة ما ، مثل صبغة أزرق الميثيلين ; فعند إختزال صبغة أزرق الميثلين يزول اللون الأزرق ، ولهذا يمكن الإستفادة بهذه الخاصية لتقدير نشاط بعض إنزيمات الأكسدة والإختزال Dehyrogenases .

التعبير عن النشاط الإنزيمي :

ويعبّر عن النشاط الإنزيمي بعدة طرق أهمها :

١- **<u>وحدة الإنزيم Enzyme Unite</u>**

وهي كمية الإنزيم التي تحوّل ميكرومول واحد من مادة التفاعل ، في الدقيقة ، تحت الظروف القياسية .

٢- **<u>النشاط النوعي Specific activity</u>**

عدد وحدات الإنزيم في المليجرام الواحد من بروتين المستحضر الإنزيمي ؛ أى تركيز الإنزيم

$$\text{أى أن النشاط النوعي} = \frac{\text{وحدة الإنزيم}}{\text{عدد مليجرامات البروتين المستحضر}}$$

العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمى

- تركيز مادة التفاعل .
- تركيز الإنزيم .
- درجة تركيز أيون الهيدروجين .
- درجة الحرارة .
- المنشطات المعدنية :
  - نظريات وآليات تفسير ظواهر المنشطات .
- المثبطات .

الفصل التاسع

العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمي

في التفاعلات الكيماوية تدخل المــواد المتفاعلــة فــي معركــة مــن التطــاحن والإصطدام المتكــرر Gollision frequency ، حتــى تكــوين النــاتج ، حســب ظروف كل تفاعــل ٠ وبالمثــل ، يكــون الحــال فــي تفــاعلات الــنظم الحيويــة Biological system ، فكلهــا أو جلهــا ، محاليــل مائيــة ٠ فــإذا أعتبرنــا أن الإنزيم إحدى مواد التفاعل ، في الوســط الحيــوي ، يكــون التطــاحن والإصــطدام ، بين جزيئات المادة المتفاعلة ، الذائبة فــي الوســط ، مــع جزيئــات المــاء ، مــن جهة ، وبين جزيئات الإنــزيم ، وجزيئــات المــاء ، مــن جهــة أخــري . فالمــاء يشغل الجزء الأكبر ، في مثل هذه الــنظم الحيويــة . فتــزداد أو تتصــاعد الطاقــة الحركية للجزيئات المتفاعلة ، مع زيادة ســطح الــتلامس بينهمــا . ويســهل بــذلك تكــوين معقــد الإنــزيم مــادة التفاعــل Enzyme-substrate complex ، وهــو معقد نشط ، يتفكك لمكوناته بسهولة ٠

ولتوضيح ذلك بصورة أكثــر ، نفتــرض وجــود محلــول حقيقــي ، متعــادل التأثير ، من السكروز والمــاء ، دون وجــود عامــل الملامســة الإنزيمــي ٠ فمــن المتوقع إنتشار جزيئات السكروز ، فــي هــذا المحلــول ، بــين جزيئــات المــاء ، دون أى تحليــل مــائي لجزيئــات الســكروز إلــي مكوناتــة ، مــن الجلوكــوز والفركتوز ٠ فالجزيئــات هنــا غيــر نشــطة Inactivated molecules ، حيــث لا يــؤدي التطــاحن والإصــطدام المتكــرر ، بــين جزيئــات المــاء ، والــروابط الجلوكوسيدية ، فى جــزئ ســكر الســكروز ، إلــي تفكيكهــا ، أو تحليلهــا ، فــي الوسط المتعادل ٠ وعند تحميض هذا المحلــول ، بــأي مــن الأحمــاض المعروفــة ، فسرعان ما تعمــل أيونــات الهيــدروجين الحامضــية ، علــى ملامســة عمليــة التحليل المائي ، وتساعد في تحويل ، وتفكيك السكروز ، إلي مكوناته ٠

وتزداد سرعة التحليل المائي برفع درجة حرارة المحلول ، بمعامل حرارى قدرة ٢-٣ ، مع كل إرتفاع فى درجة الحرارة قدرة عشر درجات مئوية • ويمكن تفسير ذلك ، بزيادة الطاقة الحركية Kinetic energy للجزيئات ، بزيادة درجة الحرارة ، أو أى عامل آخر ، يكون من شأنه تنشيط الجزيئات المتفاعلة Activation of molecules ، وزيادة طاقتها الحركية ؛ مثل الإشعاع ، والضوء ، وخلافه .

وعلي ذلك ، تزداد سرعة ، وعدد ، الجزيئات النشطة ، القابلة للإصطدام ، ثم التفاعل ، وتكوين المعقد الإنزيمي النشط ، وما يترتب على ذلك من تحليل مائي ، أو تفكك ، بصورة أسرع .

ويلاحظ أن هناك الكثير من التفاعلات الكيماوية لا تحتاج إلي طاقة تنشيط ، ولكنها تفاعلات تتم بين أيونات مختلفة الشحنة ، وليس بين جزيئات .

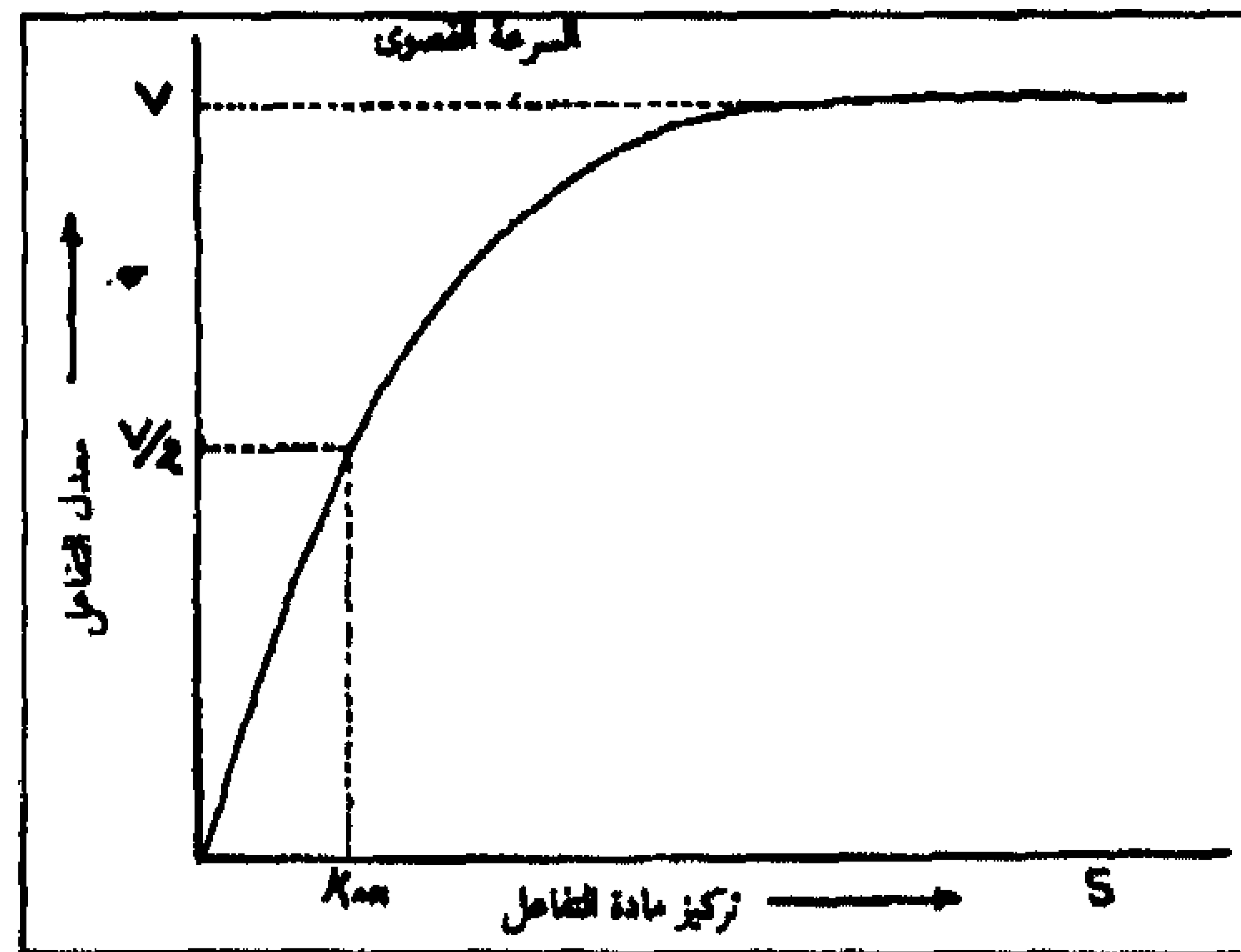
و بتطبيق هذا المثال فى وجود إنزيم التحليل المائي السكريز ، وفى حدود درجة الحرارة المثلى له Optimum temperature ، يمكن أن نقول أن إضافة إنزيم السكريزSucrase (أو الإنفرتيزInvertase) إلي محلول مائي ، متعادل ، من السكروز ، فإنه يعمل على تخفيض طاقة التنشيط Activated energy ، اللازمة لهذا التفاعل ؛ أى يتم التحليل المائي للسكروز ، تحت درجة الحرارة العادية ، أي بكمية من الطاقة المنشطة أقل بكثير من الطاقة اللازمة لتحليل السكروز دون وجود عامل الملامسة الإنزيمي • ولابد لنهاية صغري ، لازمةلإتمام هذا التفاعل • ومثل هذه التفاعلات ينتج عنها حرارة ، Exothermal ، تقدر بالسعر الحرارى ، أو الكيلو سعر ، لكل مول • وقد قدرت الطلقة الناتجة عن تفكيك الرابطة الجلوكوسيدية بجزئ سكر السكروز ، بحوالى ٣٠٠٠ سعر/ مول . كما قدرت الطاقة اللازمة لتنشيط تحلل السكروز مائياً ، بحوالي ١٥,٠٠٠ سعر/ مول . ومن هنا ، يتضح أهمية وجود الإنزيم ، فى تخفيض قيمة هذه الطاقة ، لبدء التفاعل ، أو قد يكون المعقد الإنزيمي

النشط أقل إحتياجاً للطاقة اللازمة لبدء النشاط والتحليل ٠ ويخضع ذلك لظروف التفاعل ، ولعوامل متداخلة كثيرة ، داخل النظم الحيوية ٠ فماهية إذن هذه العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمي ؟

ولعل أهم هذه العوامل هى :

أ- تركيز مادة التفاعل Substrate concentration

يوضح المنحني البياني التالي ، وهو قطاع من قطع زائد **hyperbola** ، العلاقة بين معدل التفاعل الإنزيمي (v) وتركيز مادة التفاعل (S) ، فى معظم الحالات .



شكل يوضح تأثير تركيز مادة التفاعل على معدل التفاعل الإنزيمي

فعلى عكس التفاعلات الكيماوية ، التي تزداد سرعتها طردياً ، مع زيادة تركيز مادة التفاعل ، فى علاقة خطية ، يكون منحنى إطراد Progress curve التفاعلات الإنزيمية ٠ وفية تزداد ، مع ثبات العوامل الأخري المؤثرة على النشاط الإنزيمي ، السرعة الأولية initial velocity للتفاعل الإنزيمي طردياً ، مع زيادة تركيز مادة التفاعل ، الذائبة فى وسط التفاعل ، إلي حد يصل عندة المعدل لأقصاة (v) ، ثم تتناقص هذه الزيادة ، تدريجياً ، حتي تسير بمعدل ثابت ، وذلك رغم زيادة تركيز مادة التفاعل ، حيث يصبح تركيز الإنزيم عامل محدد لهذا المعدل ، علاوة على تأثير الناتج كمادة معيقة ٠ مع ملاحظة عدم إتاحة مادة التفاعل الغير ذائبة ، في وسط التفاعل ، للإنزيم ٠

ويعني ذلك ، أن المواضع النشطة للإنـزيم – فـى وجـود التركيـزات المنخفضـة من مادة التفاعل الذائبة فقط – لا تكون مشغولة تمامـاً ، ويـزداد هـذا النشـاط مـع أى زيادة فى تركيز مادة التفاعـل ، حيـث تغطـي المواضـع النشـطة بالتـدريج ، حتي نقطة التشبع ، لجميع المواضع النشطة ، فـى الإنـزيم ٠ وعنـد هـذه النقطـة ، يكون الإنزيم عند أقصى نشاط له ٠ ويوجد جميع جزيئاتـه فـى شـكل المركـب الوسطي ES ، ولا تسبب أى زيادة فى تركيز مـادة التفاعـل – بعـد هـذه النقطـة – أية زيادة فى نشاط الإنزيم لإختفاء صورتة الحـرة ، وإنشـغال جميـع مواضـعه النشطة ، وهو ما يلاحظ من منحنـي الإطـراد ، حيـث تتنـاقص تـدريجياً درجـة نشاطة ، حتي الثبات ، مهما كان من زيادة فى درجة تركيز مادة التفاعل ٠

ومن المنحني يتبـين ، أيضـاً ، إمكانيـة تقسـيم معـدلات نشـاط التفـاعلات الإنزيمية إلي مرحلتين :

الأولـي ، وتشبة التفاعلات الكيماويـة ، وهـي التـي يمكـن مشـاهدتها عنـد التركيزات المنخفضة من مـادة التفاعـل ٠ أى علاقـة خطيـة linear relation ، بين درجة تركيز مادة التفاعل S ، مع ثبات تركيـز الإنـزيم E ، ومعـدل النشـاط الإنزيمي ٠ أو بمعنى آخـر يكـون معـدل التفاعـل (V) ، فـى هـذه المرحلـة ، متناسباً تناسباً طردياً مباشرة ، مع تركيـز مـادة التفاعـل ، معبـراً عنهـا بـالوزن الجزيئي الجرامي ٠ وهي خاضعة بـذلك ، لمعـدلات أو حركيـات القـوة الأولـي للتركيز First order Kinetics فى قانون فعل الكتلة ٠

وطبقاً لذلك يكون :

$$V \propto [S]$$

$$V = K[S]$$

حيث ; [S] = الوزن الجزيئي الجرامي فى اللتر من مادة التفاعل ٠

K = ثابت سرعة أو معدل التفاعل = ميل Slope الخط المستقيم .

والثانية – أى المرحلة الثانية – فـى مرحلـة الإطـراد ، والتـي تصـل فيهـا سرعة ، أو معـدل ، التفاعـل الإنزيمـي لحـدة الأقصـي (V) – يكـون تركيـز الإنزيم النشط فيها ، مساوياً للصـفر ، فـأى زيـادة فـى تركيـز مـادة التفاعـل ،

تصبح خاضعة لمعدلات وحركيات القوة الصفرية للتركيز، فسى قانون فعل الكتلة ؛ أى يكون معدل السرعة مساوياً لثابت السرعة V = K ·

تفسير سلوك المنحنى ومعادلة Michaelis

وهذا السلوك ، فى منحنى الإطراد ، يصعب معه وضع معادلة رياضية ، يمكن إستخدامها للتعبير الكمي الكامل ، عن العلاقة بين معدل التفاعل الإنزيمي ، وتركيز الإنزيم · اللهم إلا فى السرعة الأولية ، إذ تكون ظروف التفاعل عندها ، معلومة تماماً ·إلا أن Michaelis & Menten تمكنا من تفسير هذا السلوك ، ولو جزئياً ، وتمكنا من إستنتاج معادلة رياضية على أساس قانون فعل الكتلة ، عرفت بمعادلة Michaelis ، تعبّر كمياً عن هذه العلاقة · حيث إفترضا :

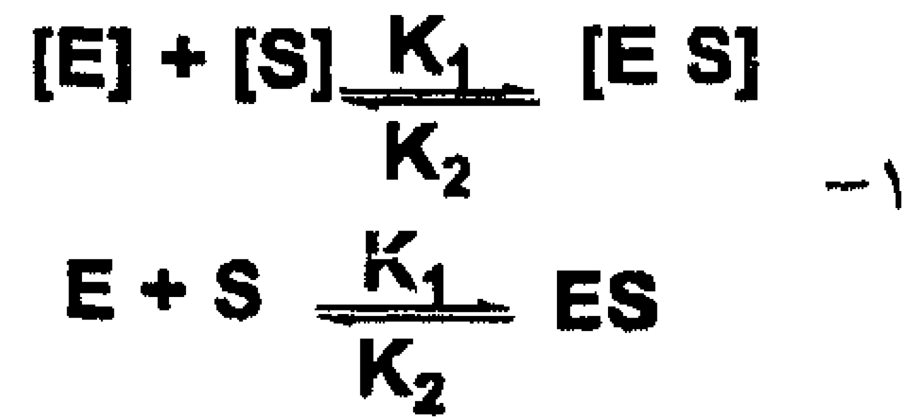
أولاً ، أن هذا السلوك الشاذ ، والظاهر فى منحنى الإطراد ، ما هو إلا نتيجة طبيعية لسلوك التفاعل الإنزيمي . فالتفاعل الإنزيمي لا يتم فى مرحلة واحدة ، ولكن يتم على عدة مراحل ؛ أبسطها مرحلتين ، **أولهما** ، هو إرتباط الإنزيم E مع مادة التفاعل S ، حسب فرص التصادم المتاحة بينهما ، وتكوين المعقد الوسطي ES ، والذي يتغير تركيزة بتغير مادة التفاعل ، ولا يتجاوز تركيزه التركيز الكلي للإنزيم ، الذي يشارك فى تكوينه ، بأى حال ؛ أى أن كمية الإنزيم ، هي التي تحدد التركيز الأقصي للمركب الوسطي ES حسب $E+S \leftrightarrow ES$ وهو تفاعل عكسي ، يحدث الإتزان بينهما بسرعة ، وهو مركب سريع التحلل أيضاً ، بدرجة يصعب معها تقدير تركيزه · **وثانيهما** ، هو مرحلة تكوين النواتج ، أي هدم المركب الوسطي ، إلي نواتج التفاعلP ، مع تحرر الإنزيم E مرة أخرى . وتتم فى إتجاه واحد فقط $ES \rightarrow E+S$ وهو تحلل هدمي ، سريع كما قلنا ، إلا أن التفاعل فية غير عكسي · ويتناسب فية معدل تكوين النواتج – أى معدل التفاعل – تناسباً مباشراً ، مع تركيز المركب الوسطي فى أية لحظة ·

ثانياً : أما الإفتراض الثاني فى التفاعلات الإنزيمية ، المقترح بواسطة Michaelis and Menten ، هو أن الإتزان فى المرحلة الأولى ، بين

طرفي المعادلة ، يكون أسرع بكثير إذا قورن بالإتزان فى المرحلة الثانية ، أى تظل مكونات المرحلة الأولي ، دائماً ، فى حالة إتزان ، أو بمعنى آخر ، يظل الإنزيم كلة فى صورة ES ، غالباً ، إذا زاد تركيز مادة التفاعل ، عن تركيز الإنزيم ، ويقف نشاطة ، مع إطراد التفاعل الإنزيمي ،

وقد تمكن Michaelis من تقدير تركيز المواد المتفاعلة ، فى المرحلتين ، بطريقة غير مباشرة ، لكثير من الإنزيمات ، فى الفترة الزمنية الأولي فقط للتفاعل ، ومع التركيزات المنخفضة ؛ أى حين يكون تركيز النواتج من الضآلة بمكان ، بحيث يمكن إغفال تأثير تفاعلها مع الإنزيم ، على معدل ، أو سرعة ، التفاعل وطبقاً لهذه الإفتراضات يكون :

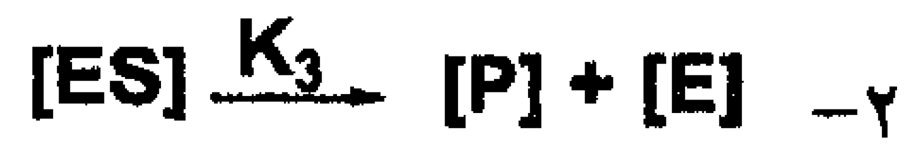
١-



حيث k_1 = ثابت سرعة تكوين ES

حيث k_2 = ثابت سرعة تحليل ES أو ثابت مادة التفاعل Substrate constant KS .

٢-



حيث K_3 = ثابت سرعة تحلل وهدم ES إلي نواتجة



ويعبّر عن هذه التركيزات ، طبقاً لقانون فعل الكتلة ، بالوزن الجزيئي ، معبراً عنها بالجرامات الذائبة فى اللتر ، وهو أمر لا يتفق مع طبيعة الفعل الإنزيمي ، فقد أشرنا ، من قبل ، أن وحدات الإنزيم اللازمة للتفاعل الإنزيمي ، أقل كثيراً جداً ، بالمقارنة بوحدات مادة التفاعل ، نظراً لأن جزئ الإنزيم أكبر كثيراً ، من مادة التفاعل ، وعلي ذلك يمكن تجاهل كمية مادة التفاعل S، التي تربط بالإنزيم في شكل المركب المعقد ES ،

فإذا إفترضنا أن تركيز الإنزيم الكلـــي = E_O ، وتركيـــز الإنـــزيم المـــرتبط = ES ، يكـــون تركيـــز الإنـــزيم الحـــر $E = E_O - ES$ ، كمـــا يمكـــن إحتســـاب $S_O - E_S = S$ ·

وعلــــى ذلــــك ، يمكــــن إســــتنتاج ثابــــت تفاعــــل معادلـــــة Michaelis (Substrate constant or K_s) كما يلي :

$$K_s = \frac{E \times S}{ES} = \frac{(E_O - ES)S}{ES}$$

$$ES = \frac{E_O \times S}{K_S + S}$$

وبالتعويض يكون :

$$v = K \times ES$$

$$v = \frac{K_s \times E_O \times S}{K_s + S}$$

أما إذا زاد تركيز مادة التفاعـــل ، إلـــي الحـــد الأقصـــى للنشـــاط الإنزيمـــي ، وتصبح جميع جزيئات الإنـــزيم مرتبطـــة بمـــادة التفاعـــل ، أى عنـــدما تكـــون E_O تساوي ES فإن :

$$V = K_3 \times E_O$$

وتكون بذلك معادلة ميكالس على النحو الآتي :

$$v = \frac{V \times S}{K_S + S}$$

$$\text{Or} \quad v = \frac{V}{1 + \frac{K_S}{S}}$$

وتصبح هذه المعادلة ، عندما تكون قيمة S كبيرة جداً ، هي :

$$V = v$$

وبالتعويض فى المعادلة عندما تساوي S مع K_S ، تصبح $v = (V/2)$ ·

ويطلق على قيمة S ، التي تعطي بالتجربة نصف السرعة القصوي إسم "ثابت ميكالس" Michaelis constant ويرمز له بالرمز K_m ۰ أى أن K_m يساوي ، تحت هذه الظروف ، K_S ، أى شريطة إستمرار حالة الإتزان بين ES ، E ، S ۰ وهو شرط قد لايتحقق مع الإنزيمات ذات الفعالية العالية ، التي فيها يكون قيمة ES أقل من القيمة التي يتطلبها الإتزان ؛ أى عندما يكون K_1 أصغر كثيراً من قيمة K_2 ۰

وفي الإنزيمات النشطة فسيولوجياً ۰ والتى يتساوي فيها قيمة ثابت ميكالس K_m مع ثابت التجربة K_S ، يمكن التعويض عن قيمة K_S بقيمة K_m ، ففي هذه الإنزيمات يكون معدل تكوين ES ، مساوية لمعدل هدمه ، خلال فترة زمنية قصيرة ، يمكن فيها حساب سرعة ، أو معدل ، التفاعل الإنزيمي ، مع زيادة تركيز مادة التفاعل ، طبقاً لنظرية حالة الإستقرار Steady-State theory ، وذلك على النحو الآتي :

معدل تكوين ES = $K_1(E_O - ES)S$

معدل تجزئة ES = $K_2 \times ES$

معدل هدم ES = $K_3 \times ES$

ويكون معدل إختفاء ES مساوياً مجموع معدلي "تجزئتة وهدمة" معاً :

$$K_2 \times ES + K_3 \times ES = ES\ (K_2 + K_3)$$

وإذا كان معدل التفاعل الكلي – خلال فترة محدودة – ثابتاً ، فلابد من أن يكون تركيز ES ثابتاً أيضاً ، أى يكون معدل تكوينة مساوياً لمعدل إختفائة :

$$K_1\ (E_O - ES)S = ES\ (K_2 + K_3)$$

$$ES = \frac{E_0 \times S}{\frac{K_2 + K_3}{K_1} + S} = \frac{E_0 \times S}{K_m + S}$$

حيث أن $K_m = \frac{K_2 + K_3}{K_1} = K_S + \frac{K_3}{K_1}$

ويكون معدل التفاعل الإنزيمي (V) هو :

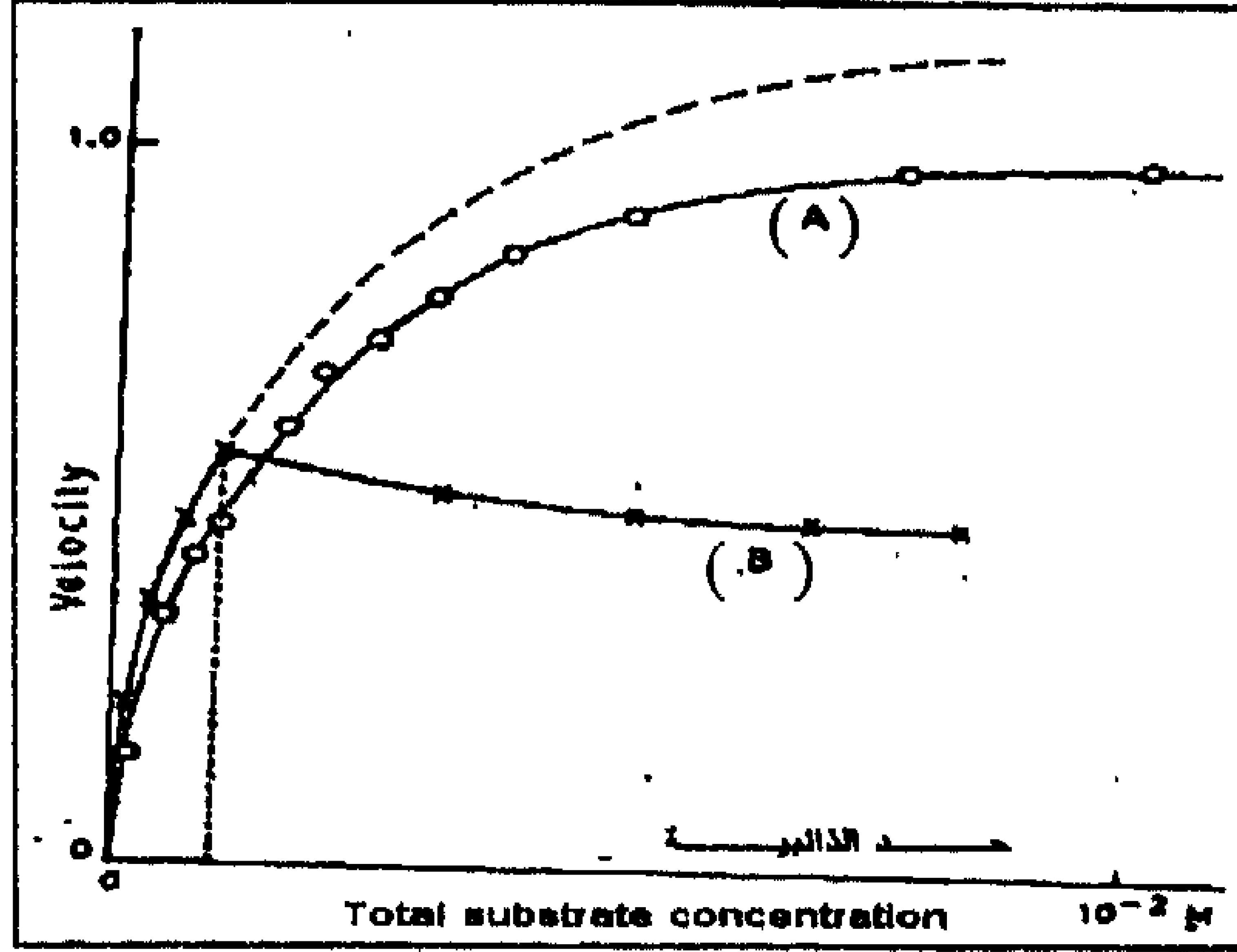
$$v=\frac{V}{1+\frac{K_m}{S}}$$

ويتضح من المعادلة أن K_m يعبّر عن مقياس تقريبي لثابت إتزان تجزئة ES ؛ أى أنه يتوقف علي تكوين هذا المركب ، أما V ، فهو مقياس لثابت سرعة هدمة وتحللة ، وهو يفسر ، غالباً ، شكل منحني الإطراد السابق ، بين سرعة التفاعل الإنزيمي ، وتركيز مادة التفاعل ، حيث تحددة قيمتي K_m ، V وهما كميتان لهما علاقة ، واضحة ، بالمرحلتين الأساسيتين في التفاعل الإنزيمي ٠

وقد أوضح Michaelis ، أن هذه القيمة ليس لها علاقة بتركيز الإنزيم ، ولكنها تعتمد علي درجة تركيز أيون الهيدروجين ، ودرجة الحرارة ، والمعوقات الإنزيمية وغيرها ٠ كما أنها قيمة ثابتة ، ومميزة لكل إنزيم ، تتراوح بين ١٠$^{-٢}$ – ١٠$^{-٦}$ جزئ جرامي ، تمثل أساساً صالحاً لمقارنة علاقات التآلف affinity بين الإنزيم ومواد تفاعل مختلفة ؛ لأن مقلوب ثابت ميكالس يعتبر مقياساً للتآلف بين الإنزيم ومادة التفاعل ٠

ومن الجدير بالذكر ، أن شرط ظهور النشاط الإنزيمي ، وجود مادة التفاعل والإنزيم فى حالة ذائبة بوسط التفاعل ، ولكل منهما حدود ذائبية Solubility limit ، وفي حدود الذائبية ، يكون المنحني الطبيعي لميكالس ٠ وإذا كانت درجة ذائبية المواد المتفاعلة – مادة التفاعل و الإنزيم – قليلة ، مقارنة بثابت ميكالس ، فإن منحني الإطراد يكون طبيعياً فقط ، طبقاً لمنحني ميكالس ، إلي حد ذائبية المواد المتفاعلة ، ولا يصل إلي معدل التفاعل النهائي للسرعة القصوي (V) ، نظراً لعدم تشبع الإنزيم بمادة التفاعل ، في هذه الحالة ، ويوضح الشكل التالي نتائج تجربة عملية ، تم فيها مقارنة معدل نشاط التفاعل Velocity الإنزيمي ، لإنزيم Carboxylesterase ، علي تركيزات متباينة ، من بيوترات الإيثيل ethyl butyrate ، وهي مادة تفاعل ، ذائبة ، وثلاثى بيوتيرين tributyrin ، وهي مادة تفاعل ضعيفة الذوبان ، أضيفت

لوسط التفاعل ، فى شكل مستحلب ، لتسـهيل المقارنـة بـين التركيـزات المتماثلـة فى الحالتين .



رسم تخطيطى يوضح منحنيان لتركيز مادتي تفاعل إنزيم كاربوكسيل إستريز مع بيرتيرات الإيثيل (المنحني A) وثلاثي بيوتيرين (المنحني B)

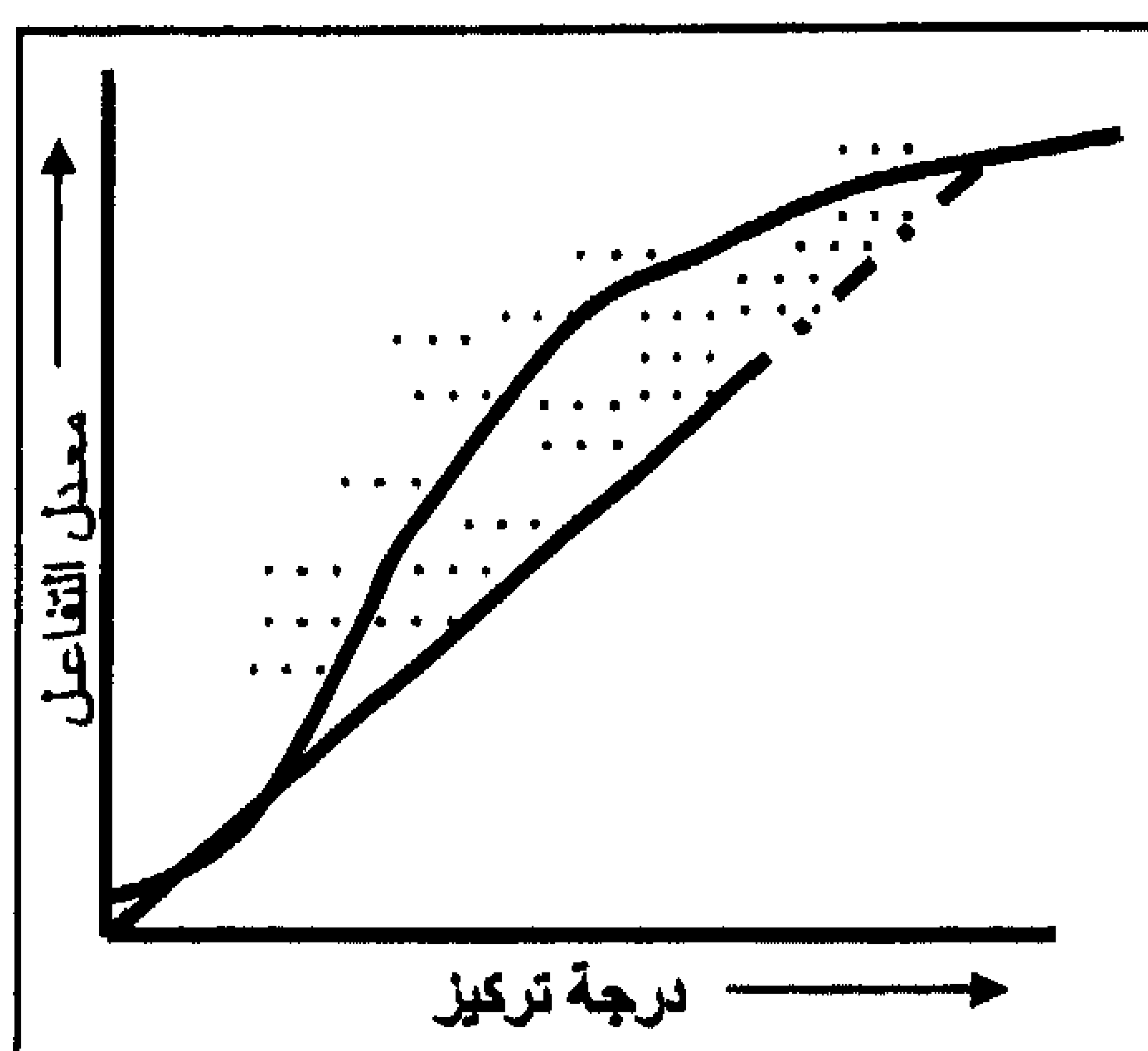
ويتبين من الشكل تشابة سلوك مادتي التفاعل ، فـى منحنـي ميكـالس ، حتـي حد ذائبية المادة الضعيفة الـذوبان ، ثـم إخـتلاف هـذا السـلوك بعـد هـذا الحـد الفاصل . وتصل سرعة التفاعل ، فى حالة المـادة الذائبـة ، إلـي الحـد الأقصـى (V) ، بينما لا يصل إلي هذا الحد مع المادة الضعيفة الذوبان .

ومن ناحية إخري ، فـإن إنخفـاض النشـاط الإنزيمـي ، عنـد التركيـزات المرتفعة ، من مادة التفاعل ، قـد ترجـع لتشـبع سـطح الإنـزيم ، ولعـدم كفـاءة سطح الإنزيم لإستيعاب المزيد من مادة التفاعل .

ب- تركيز الإنزيم

ذكرنا أن التفاعل بين الإنـزيم ومـادة التفاعـل ، فـى معادلـة ميكـالس ، يتم على أساس الوزن الجزيئي الجرامي باللتر ، المعبـر عنـة بـالأقواس المربعـة ، فى المعادلة ، وأن النشاط الإنزيمـي لا يظهـر إلا بعـد الإرتبـاط بـين الإنـزيم ومادة التفاعل . ونظراً لإرتفـاع قيمـة الأوزان الجزيئيـة للإنزيمـات (١٠٠,٠٠٠ فى المتوسط) فإنة من الصعوبة بمكان إذابة وزن جزيئي منهـا فـى اللتـر ، حيـث لا يتجاوز تركيـز الإنـزيم ، فـى معظـم التفـاعلات الإنزيميـة ، ٠,٠٠١ جـزئ جرامى . وعلى إعتبار أن الإنزيم جزئ مادة متفاعلة ، فمـع ثبـات تركيـز مـادة التفاعل ، والعوامل الأخـري المـؤثرة ، علـى النشـاط الإنزيمـي ، فـإن معـدل

النشاط الإنزيمي ، يتناسب تناسباً طردياً ، مع زيادة تركيز الإنزيم ، أو مع كمية الناتج . وذلك لأن كمية المساحة الموجودة على سطح الإنزيم ستزداد ، وبذلك ، يمكن أن يلتصق كمية أكبر من مادة التفاعل ، على سطح الإنزيم ، فيتكون معقد الإنزيم – مادة التفاعل المؤقت ، وحتي بلوغ السرعة القصوي ، عند حد درجة ذائبية ؛ أى أنها علاقة مشروطة ، بنطاق التركيزات المختصة للإنزيم ، والتي لا تتجاوز ٠,٠٠١ جزئ ، فى الظروف العادية ويشبه منحني الإطراد فى ذلك ، سلوك مادة التفاعل ، مع سرعة التفاعل ، كما يوضحة الشكل التالي :



تأثير تركيزات الإنزيم على معدل التفاعل

ومن منحني ميكالس ، يمكن قياس التركيز النسبي للإنزيم ، في المستحضرات الإنزيمية النقية ، بالعلاقة الخطية الآتية :

$$Rate = K \times E$$

حيث E = تركيز الإنزيم . و K = ثابت المعدل و Rate = معدل التفاعل ؛ أى مقدار ما يحدث من تفاعل فى وحدة الزمن ، وهو يساوى = كمية الناتج P الذى يتكون فى فترة زمنية t معينة ؛ أى يكون :

$$Rate = \frac{P}{t} = K \times E$$

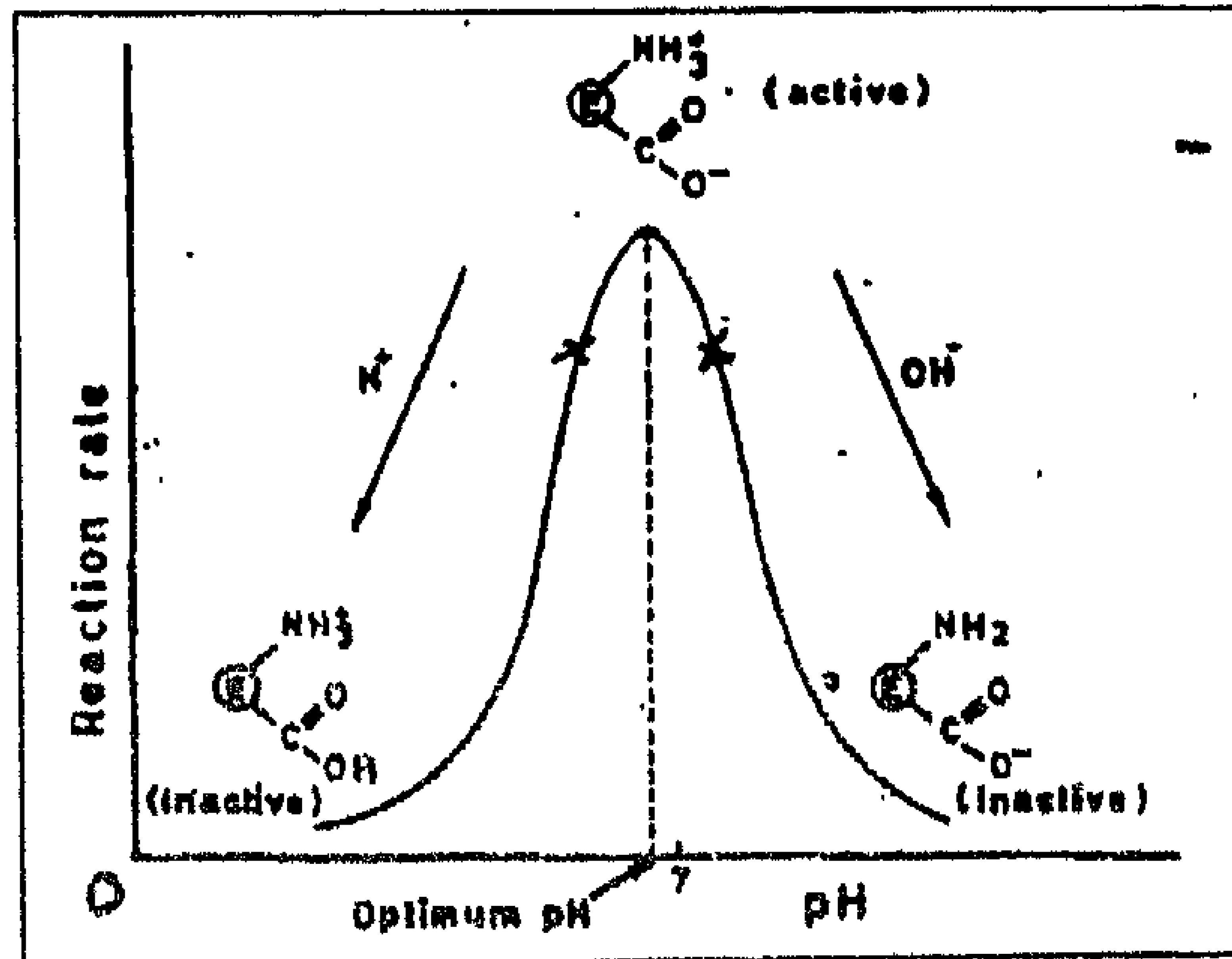
$$E = \frac{P}{t \times K}$$

وهذه العلاقة علاقة نسبية ، يتناسب فيها تركيز الإنزيم ، طردياً ، مع كمية المادة الناتجة ، ويستفاد منها في تقدير درجة نقاء المستحضرات الإنزيمية • ولا تعّبر هذه العلاقة النسبية عن قيم مطلقة ، وتحتاج لتحويلها إلي قيمة مطلقة ، مقارنتها نسبياً ، مع عينة إنزيمية نقية ، تؤخذ للمعايرة والتقييم •

جـ - درجة تركيز أيون الهيدروجين pH :

وتتراوح الأرقام الهيدروجينية المثلي لمعظم الإنزيمات بين ٥ ، ٨ ، ومع ذلك فلبعض الأنزيمات نشاط مميز فى أوساط عالية الحامضية ، والآخر في الأوساط عالية القاعدية •مع ثبات العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمي ، وفعاليتة ، يلاحظ أن لكل إنزيم مدي ، أو نطاق ، ضيق ، نسبياً ، من درجات تركيز أيون الهيدروجين ، يظهر فية ثباتة ، وذائبيتة ، ونشاطه • وتعرف درجة تركيز ايون الهيدروجين التي يكون عندها النشاط الإنزيمي أعلي مايمكن ، مع الزمن ، بالدرجة المثلي Optimum pH ، وهي صفة لازمة من صفات الإنزيم ، يظل فيها في حالته الطبيعية ، ويكون بروتينه في حالة ذائبة ، مع الإحتفاظ بحيويتة ، لمدة طويلة ، ويقل على جانبيها – أى جانبي الدرجة المثلى – درجة النشاط حتى أدناه •

ويوضح الشكل التالي ، منحني علاقة الحموضة بمعدل النشاط الإنزيمي :



تأثير الرقم الهيدروجينى على معدل تفاعل الإنزيم

وفي الخلية الحية ، تضمن التغيرات التي تحدث في الرقم الهيدروجيني لها ، أقصي نشاط ، لجميع الإنزيمات الموجودة بها ، أو التوازن بينها ، لأداء وظيفة فسيولوجية معينة ، رغم تباين الإنزيمات في الرقم الهيدروجيني الأمثل • ويتغير ، هذا الإتزان ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية ، وذلك في حدود نقطة التعادل الخاصة به •

ورغم تشابه الإنزيمات ، جميعاً ، في شكل المنحني العام ، المبين بالشكل ، إلا أن لكل إنزيم نطاق عمل ، ونشاط ، مميز لهذا الإنزيم دون غيرة ، وإن تعددت مواد التفاعل ، التي يعمل عليها ، شريطة أن تكون مواد التفاعل هذه ، غير متأينة طبيعياً ، حتي لا تتأثر الحالة الأيونية للإنزيم •

فالإنزيمات – مثل الأحماض الأمينية المكونة لها – تحمل مجموعتها الفعالة درجة من درجات التأين ، تختلف من إنزيم لأخر ، بإختلاف نسبة ، ونوع ، الأحماض الأمينية المكونة له • وعلي هذا يختلف الرقم الهيدروجيني الأمثل لكل إنزيم بخلاف الآخر ، وهو من الخصائص المميزة لكل إنزيم •وتتأين مكونات الإنزيم ، أو مواضعة النشطة ، فيما بينها ، من حيث درجة تأينها ، ونوع الشحنة التي تحملها ، تبعاً لثوابت تأين هذه المجموعات ، وحالتها التي تتأثر ، بدرجة مباشرة ، بدرجة تركيز أيون الهيدروجين • وإذا ما تعادلت هذه الشحنة ، يفقد الإنزيم نشاطة الحافزي ، أوينخفض معدل نشاطة الحافزي ، وسرعتة القصوي (V) ، حيث تتأثر درجة ثبات الإنزيم ، إذا تجاوز درجة تركيز ايون الهيدروجين نطاق فعاليتة . وينطبق هذه التأثير ، على الإنزيمات الحرة أو المرتبطة Conjugated ، فى سلسلة تفاعلاتها ، بدءً من مادة التفاعل ، وحتى تكوين الناتج النهائي •

ومن ناحية أخري : ربما يؤثر الرقم الهيدروجيني علي ثبات الإنزيم ، وبالتالى على معدل تفاعله ونشاطه • فالكثير من الإنزيمات ، لا تستقر إلا فى نطاق ضيق نسبياً من الرقم الهيدروجيني ، فى حدود نقطة التعادل ، تماماً مثل البروتينات • وتتميز بعض الإنزيمات بحالة الاستقرار • فإنزيم البيبسين، مستقر تماماً فى المجال الحمضي ، ويفقد أو يقل نشاطه فى المجال المتعادل أو القاعدي •

ويوجد كثير من الإنزيمات ، فى الحالة البروتينية المرتبطة Conjugated proteins – ، وتكون الرابطة بين الجزء البروتيني والجزء غير البروتيني رابطة ضعيفة ، رغم أهمية وجودهما معاً لإظهار النشاط الإنزيمي ، وأى من العوامل المؤثرة على أى من المكونين ، سيؤثر بالتبعية على المكون المرافق. فإذا تأثر أحدهما برقم الحموضة ، يفقد الإنزيم الكلى نشاطة ٠ فإنزيم البيروكسيديز (peroxidase) يعمل فى الوسط المتعادل عند الرقم الهيدروجيني ٧ ، وإذا إنفصل إلى مكوناته فى الوسط الحامضي ، يفقد هذا النشاط ، الذى يستعيدة مرة أخرى بضبط الوسط ٠

وقد يؤثر الرقم الهيدروجيني على حالة تأين المركب الوسطي ES وبالتالى على التفاعل الإنزيمي ٠ ولما كانت سرعة التفاعل الإنزيمي تعبّر عن معدل هدم المركب ES ، فإن تغير الرقم الهيدروجيني سيؤثر بالضرورة على السرعة القصوي (V) لمعدل هدم للصور الأيونية الممكنة للمركب الوسطي ٠

وعلى ذلك يمكن أن نقول : أن انخفاض النشاط الحافزي للإنزيم على أي من جانبي الرقم الهيدروجيني الأمثل قد يرجع إلى واحد أو أكثر من العوامل الآتية :

١) نقص فى التآلف بين الإنزيم ومادة التفاعل ، حيث تتغير حالة تأين الإنزيم ، وما يترتب على ذلك ، من خفض درجة تشبع الإنزيم بمادة تفاعله .

٢) تغير درجة إستقرار الإنزيم وثباتة ، حيث قد يؤدي تغير الرقم الهيدروجيني على أحد جانبي الرقم الأمثل ، أو على كلا جانبية ، إلى إتلاف الإنزيم denaturation ، وقد يكون الإتلاف رجعيا أو غير رجعياً ، ويمكن معرفة ذلك بتعريض الإنزيم لدرجات مختلفة من الأرقام الهيدروجينية ، ويقاس نشاطه ، بعد إعادة ضبط الرقم الهيدروجيني ، عند قيمتة المثلى ٠

٣) التأثير على حالة تأين المركب الوسطي ES وما يترتب على ذلك من تأثير حقيقي للرقم الهيدروجيني على السرعة القصوي (V) .

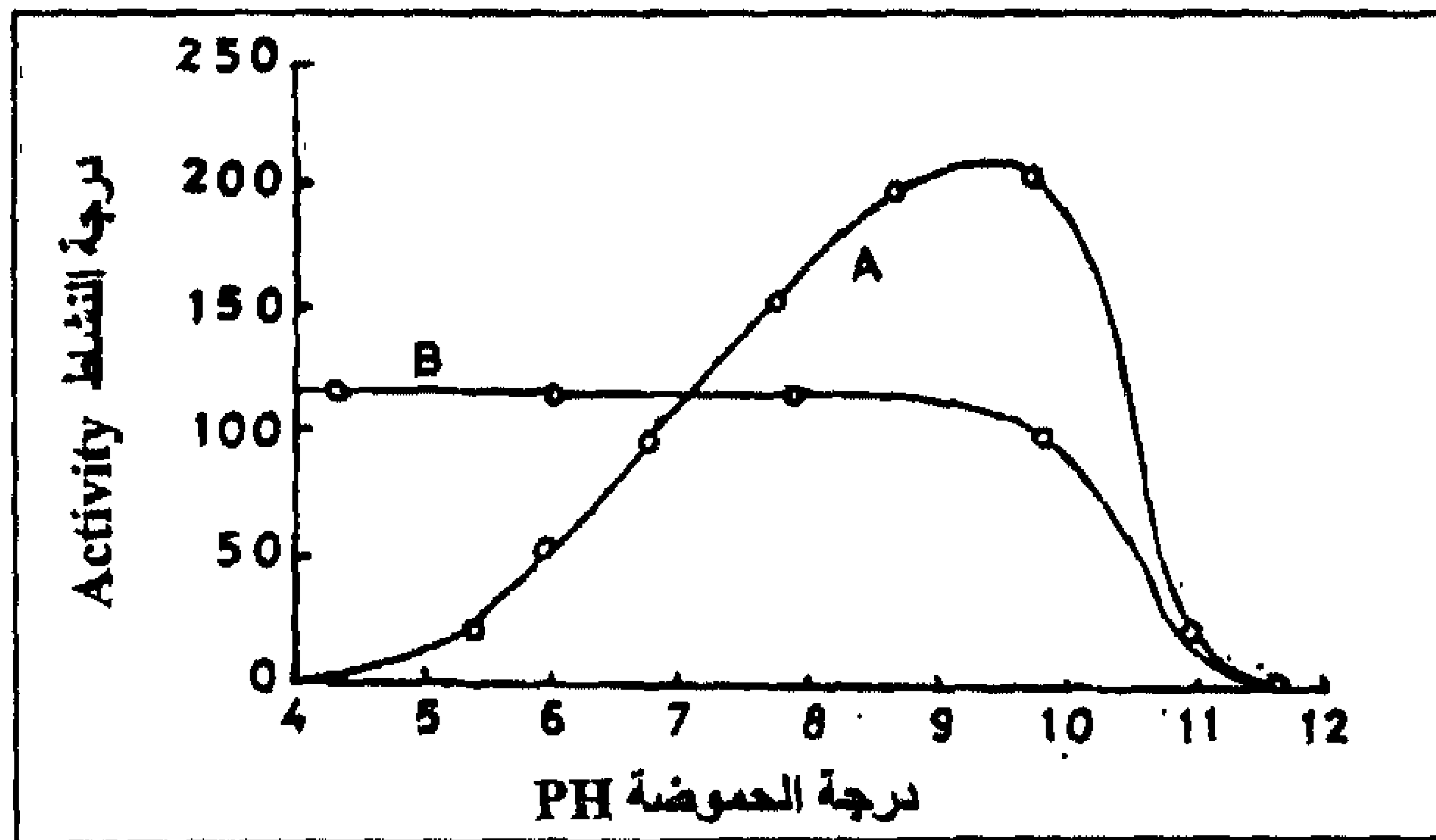
وهذه التأثيرات الثلاث يمكن التأكد منها عملياً ودراستها بالتجربة والتحليل . فتأثير الرقم الهيدروجيني على التآلف ، يمكن استبعاده باستعمال تركيزات مرتفعة من مادة التفاعل ، تكفي لتشبع الإنزيم ، عند كل الأرقام الهيدروجينية التي يجري إختبار تاثيرها ، وفى هذه الحالة التى يستبعد فيها أى تأثيرات على التآلف ، يمكن تقدير تأثير درجة الحرارة على سرعة هدم المركب الوسطي ES. وكذا تأثيرها على السرعة القصوي (V) ، كما يمكن تقدير تاثير الرقم الهيدروجيني على السرعة القصوى (V) ، ومنها يتم الحصول على سلسلة من معدلات السرعة ، عند أرقام هيدروجينية مختلفة . ودرجات حرارة متباينة . ويلاحظ أن تركيز مادة التفاعل الذي يكفي لتشبع الإنزيم عند رقم هيدروجيني معين ، لا يكون بالضرورة ، لازما لتشبع الإنزيم عند أرقام هيدروجينية أخري . و تحت هذه الظروف ، يكون الإنزيم بأكمله فى صورة ES . ولما كانت سرعة التفاعل هي قياس لمعدل هدم هذا المركب ES ، إلي إنزيم حر طليق ونواتج ، فإن تركيز الرقم الهيدروجيني على السرعة القصوى سيتوقف ، فقط ، على حالة التأين لهذا المركب . ولن تؤثر التغيرات فى حالة تأين الإنزيم الحر الطليق ومادة التفاعل على السرعة القصوي ، وإنما تؤثر ، فقط ، على ثابت ميكالس (K_m) ، وهو تأثير يمكن إستبعاده ، عند التركيزات المرتفعة ، من مادة التفاعل .

كما يمكن دراسة التاثير الناتج عن عدم ثبات الإنزيم نفسة ، بتعريض الإنزيم إلي درجات حرارة مختلفة ، خلال فترة زمنية محددة ، قبل قياس نشاطة فى مراحل استقرارة .

وقد تكون الإنزيمات كمواد التفاعل ، ذات طبيعة أيونية ، وفى هذه الحالة يتغير تركيز كل من الصورة الأيونية المجزأة ، وغير المجزأة ، بتغير الرقم الهيدروجيني .

وفى جميع هـذه الحـالات ، وبـالرغم مـن أن التركيـز الكلـي للإنـزيم ، أو لمادة التفاعل ، يكون ثابتاً . يتوقـف حـدوث التفاعـل علـى وجـود الإنـزيم ، أو مادة التفاعل ، فى صـورة غيـر مجـزأة ، أو فـى أى صـورة مـن صـوره الأيونية • وعلى ذلك ، يكون التركيز الفعال لمـادة التفاعـل ، بمثابـة دالـة للـرقم الهيدروجيني .

ومن ناحية أخرى ، يمكـن بالتجربـة والتحليـل ، أن نفـرق بـين تـأثير الرقم الهيدوجينى على حدوث اتـلاف غيـر رجعـى للإنـزيم ، وبـين التـأثيرات الأخرى ذات العلاقة بدرجـة اسـتقراره أو تألفـه مـن مـادة التفاعـل ، أو تـأين المركب الوسطى . ولبيـان ذلـك عمليـاً ، يـتم تعـريض الإنـزيم إلـي أرقـام هيدروجينية مختلفـة ، ثـم تختبـر فاعليـة الإنـزيم ، بعـد إعـادة ضـبط الـرقم الهيدروجيني ، عنـد قيمـة اساسـية مناسـبة standard value ، ويعمـل منحنـى القياس ، كما يوضحه الشكل التالي :-



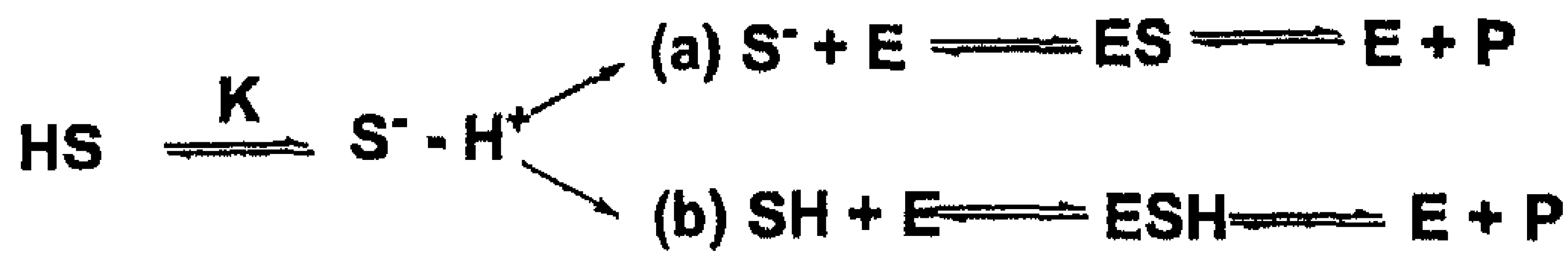
تاثير الرقم الهيدروجيني علي نشاط إنزيم مونوأمين أكسيديز (A) للمنحنى B لخمس دقائق للأرقام المعطاة ، عند الرقم ٧,٣ وقيس درجة النشاط لذات الإنزيم بعد تعريفه

ويتبين من المنحنى وجود منحنيين لتـأثير الـرقم الهيـدروجيني علـى إنـزيم "مونـوأمين أكسـيديز" monoamine oxidase الأول (A) يبـين أن الإنخفاض فى درجة نشاط الإنزيم يتم علـى الجانـب القاعـدي بصـورة مطـردة ، ويرجع ذلك إلي إتلاف الإنزيم • بصـورة مضـطردة أيضـاً ، وعلـى ذلـك فـإن

شكل المنحني ، والرقم الهيدروجيني الأمثل يعتمدان على الزمن • ويتلاشي تأثير الإتلاف كلية •إذا أمكن قياس المعدلات الأولية ، بعد تعريض الإنزيم مباشرة للرقم الهيدروجيني موضع الإختبار •

كما يبين الشكل ، الموضح لدرجة النشاط النسبي لإنزيم monoamine oxidase تحت تأثير درجات متباينة من درجة تركيز أيون الهيدروجين ، أن سلوك مواد التفاعل ذات الطبيعة الأيونية ، كالإنزيمات ، تختلف عنها في المواد الغير متأينة ، حيث يلاحظ تأثير الرقم الهيدروجيني على الحالة الأيونية لكل من الإنزيم ، ومادة التفاعل المتأينة • ويختلف بذلك ، شكل ووضع المنحني ، بتغير مادة التفاعل • كما يتغير الرقم الهيدروجيني الأمثل ، وتتحقق السرعة القصوي للتفاعل (V) عند افضل توازن بين هذه التأثيرات المختلفة ، تماماً مثل إختلاف هذه السرعة القصوي • وبالتالي ، الرقم الأمثل مع استخدام بروتينات مختلفة ، كمادة تفاعل ، يعمل عليها إنزيم ، أو مجموعة إنزيمات واحدة ، وهو ما يوضحة معادلات ميكالس الآتية عند تقديرمعدل التفاعل الإنزيمي (v) •

ففى المواد الغير متأينة يكون :



ومعلوم أن :

$$v=\frac{V}{1+K_m/(S)\alpha}$$

$$\alpha=\frac{(S^-)}{(S^-)+(HS)}=\frac{1}{1+(HS)/(S^-)}=\frac{1}{1+(H^+)/K}$$

$$\frac{1}{\alpha}=1+[H^+]/K$$

وبالتعويض :

$$v=\frac{V}{1+\frac{K_m}{S}(1+\frac{H^+}{K})}$$

وفى المواد المتأينة (b) ستصبح معادلة ميكالس على النحو الآتى :

$$v=\frac{V}{1+\frac{K_m}{S}/[S](1-\alpha)}=\frac{V}{1+\frac{K_m}{S}(1+\frac{K}{H^+})}$$

ومعنى ذلك ، إذا كان لدينا مادة تفاعل أيونية ، HS ، يؤثر عليها إنزيم معين ، وتم قياس معدل فعالية هذا الإنزيم فى ظروف ما ، وكانت هذه الفعالية تتناقص تحت هذه الظروف ، دل ذلك على أن أيونات المادة ، هي التي ترتبط بالإنزيم (الحالة a) • أما إذا زاد المعدل تحت الظروف نفسها ، فهذا يعني أن ما يرتبط بالإنزيم ، إنما هي (الحالة b) أى الصورة غير المجزأة لمادة التفاعل •

ويجب تقدير معدل التفاعل (v) فى مثل هذه الحالات – أن نستبدل بالتركيز الكلي لمادة التفاعل ، في معادلة ميكالس ، تركيز الصورة الفعالة فقط لهذه المادة • ونحصل على هذا التركيز الفعال فى الحالة (a) بضرب التركيز الكلي [S] فى "درجة التجزئة" (α) ، وهي نسبة تركيز أيونات المادة إلى مجموع تركيزي أيوناتها وصورتها غير المجزأة • أما فى الحالة (b) فنحصل على التركيز الفعال بضرب [S] فى (1-α) •

وبمقارنة الرسم البياني السابق ، الموضح للعلاقة بين حيوية الإنزيم ، ودرجة الحموضة pH ، مع الرسم البياني الموضح ، لعلاقة أى مادة أمفوتيرية بسيطة ، كحمض الجلسين الأميني مع درجة الحموضة ، يلاحظ تشابههما تماماً • فالإنزيم ، شأنة فى ذلك شأن البروتينات ، فجميع البروتينات ماهي إلا ملح داخلي Zwitterion• وهي خاصية تمنح جزئ البروتين أشكالاً أيونية متباينة ، عند درجات الحموضة المختلفة pH ، أحدهما نقطة التعادل الكهربي له isoelectric point ، وهي قيمة ثابتة ، ولكنها خاصة لكل جزئ

بروتين ، يظهر عندها صفة الحيوية ٠ وأى تغير لهذه النقطة ، يستتبعه تغير فى طبيعة تأين المادة الأمفوتيرية وخواصها ٠ فمعظم صفات المحاليل الأمفوتيرية (الذوبان – الضغط الأسموزي – اللزوجة – التوصيل الكهربي) أما أن تكون عالية جداً ، او منخفضة جداً ، عند درجة PH نقطة التعادل الكهربي ، مثل البروتينات والإنزيمات والأحماض الأمينية٠

وبوجة عام ، فإن زيادة درجة الحموضة، أو إنخفاضها ، عن درجة تركيز أيون الهيدروجين لنقطة التعادل الكهربي ، يترتب علية تغير فى طبيعة البروتين الإنزيمي ، ويتلف ، أو يتجلط ، داخلياً Denaturation ٠ ويصبح عديم الذوبان ، ويقل نشاطة الفسيولوجي ، أو قد ينعدم تماماً ٠

د– درجة الحرارة :

تقاوم الإنزيمات الجافة درجة الحرارة ، وتشبة فى ذلك صفات البروتيانات الجافة التي تقاوم التلف أو التجلط Denatmetion ، تحت تأثير درجة الحرارة ٠ وتختلف تأثير درجة الحرارة على معدل نشاط التفاعلات الإنزيمية ، فى محاليلها بإختلاف درجة الحرارة ٠ ففى حدود درجة الحرارة المثلى ، للتفاعل الإنزيمي ، ومع ثبات العوامل الأخري المؤثرة ، يكون المعدل متعدماً ، تقريباً ، عند درجة الصفر المئوي ، ويزداد هذا المعدل بزيادة درجة الحرارة ، حتي الدرجة المثلي ، لكل إنزيم ٠ وهي الدرجة التي يكون عندها معدل النشاط الإنزيمي ، لهذا الإنزيم ، أعلي ما يمكن ، مع الزمن أو بمعنى آخر هى الدرجة التي يتوازن عندها تاثير درجة الحرارة ، على معدل تنشيط التفاعل ، مع تأثيرها على معدل تغير طبيعة الإنزيم ، مع الزمن ٠

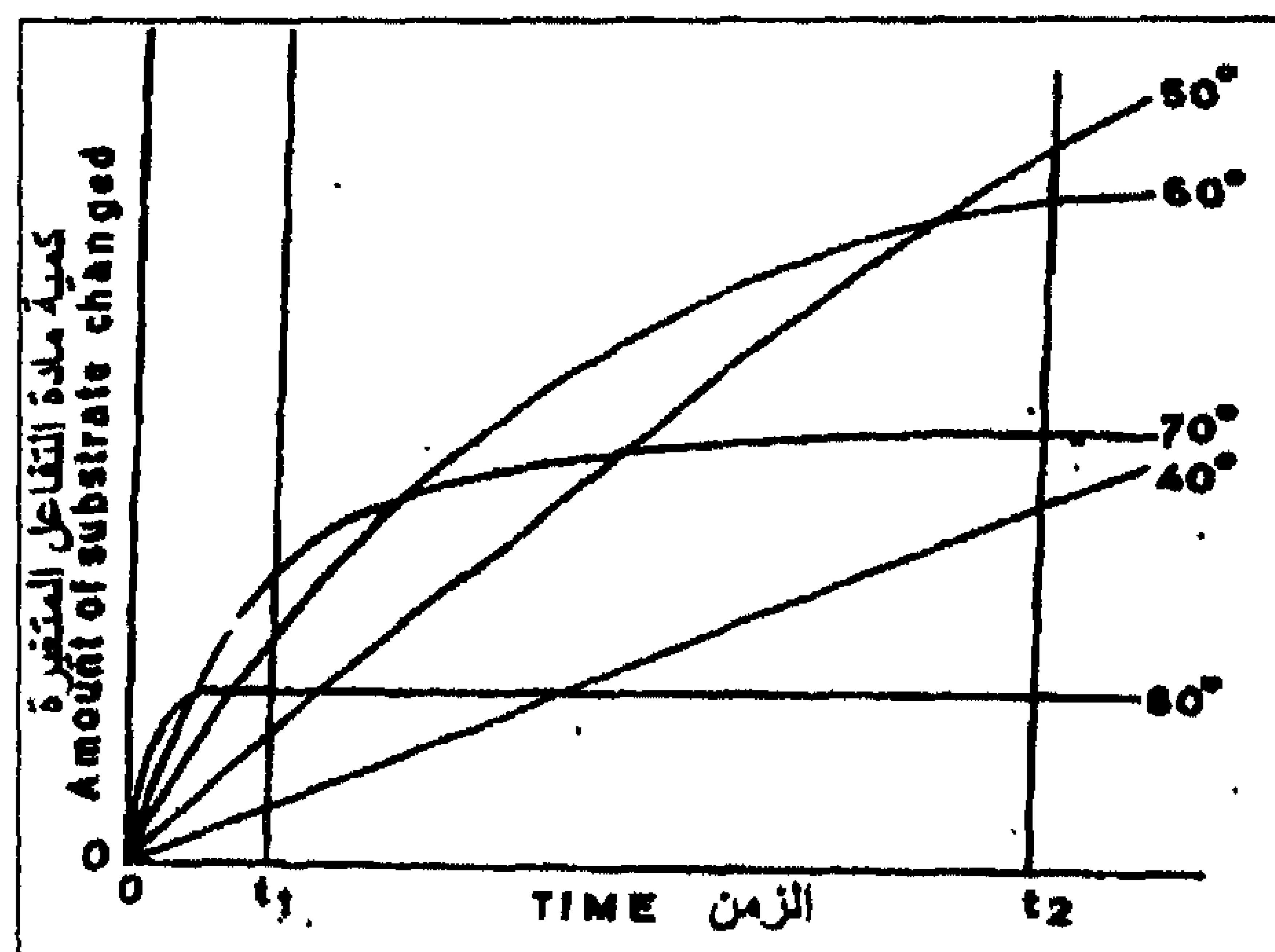
وتختلف درجة الحرارة المثلي لإنزيم ما ، عن إنزيم آخر ٠ كما نختلف فى الإنزيم الواحد ، بإختلاف العوامل والظروف التي يتعرض لها هذا الأنزيم ، أو الفترة الزمنية التي يتم فيها التفاعل ٠ فهي مرتفعة ، عادة ، إذا كانت فترة التفاعل ثوان معدودات ، عنها إذا كان التفاعل لفترة أطول ٠ وتقع درجة

الحرارة المثلي ، لمعظم الإنزيمات ، بين ٣٧-٤٠°م ، بينما يقف ، أو ينعدم ، النشاط الإنزيمي ، عند درجة حرارة تقع بين ٧٠-٨٠°م Thermal inactivation of enzymes • وتحتفظ الإنزيمات بنشاطها ، عند تخزينها جافة ، على درجات حرارة منخفضة ، أو بصور مجمدة •وعلى العموم ، فقيم درجات الحرارة المثلي ، ليست ذات مغزي ، أو أهمية خاصة •

أما كون الزمن شرط أساسي في التعريف ، فترجع إلي إحتمالية الحصول على أقصي نشاط إنزيمي على درجة حرارة تتعدي بكثير درجة الحرارة المثلي • وهو المشاهد ، غالباً ، ولكن لا يستمر هذا النشاط إلاّ لفترات ضئيلة للغاية • فقد يصل النشاط الإنزيمي لذروتة ، وأقصاة ، عند درجة حرارة ٧٠°م ، ولكن لدقيقة واحدة ، وهي في ذات الوقت ، درجة يتجلط عندها ، أو يتجمع ، جزيئات البروتين المكون للإنزيم ، ويتغير عندها تركيبة الفيزيائي المميز له • فكيف يمكن إذن أن نطلق على هذه الدرجة الدرجة المثلي؟ وقد فقد نشاطة بعد هذه الدقيقة الواحدة •

كما أن الإنزيمات ، المختلفة ، تتأثر بدرجات متباينة ، على إختلاف درجات الحرارة مع الزمن • فالإنزيمات ذات الأوزان الجزيئية الكبيرة ، تتغير طبيعتها الفيزيائية بالحرارة ، بدرجة أكبر ، من تلك ذات الأوزان الجزيئية الصغيرة ، وهي الأكثر إستقراراً وتحملاً للحرارة و الإنزيمات الكبريتية ، أى التي يدخل في تركيبها روابط Disulfide linkages S – S ، تتحمل الحرارة بدرجة أكبر ، من تلك المحتوية على روابط هيدروجينية ، أو هيدروكربونية • وهذه الصفات جعلت المهمتين بحسابات الدرجة المثلي للإنزيمات ، يهتمون بتقدير متوسط معدل النشاط ، خلال الفترات الزمنية ، التي يظهرفيها النشاط الإنزيمي • وهو درجة تقل ، بكثير ، عن المعدل الظاهر كلما طالت فترة التفاعل الإنزيمي •

والشكل التالي ، يوضح منحنيات إطرد ، نموذجية ، لتفاعل إنزيمي ، في درجات حرارة مختلفة •



العلاقة النموذجية بين الزمن ودرجات الحرارة المختلفة

وتبين من المنحنى ، إعتماد درجة الحرارة المثلي للإنزيم ، علي درجة الحرارة ، والزمن معاً ، بالرغم من زيادة السرعة الأولية للتفاعل الإنزيمي ، مع الزمن ، كلما زادت درجة الحرارة • إلا أن هذه السرعة ينخفض معدلها ، بمضي الوقت • وبتقدير متوسط هذا المعدل ، خلال هذه الفترة الزمنية ، يلاحظ إنخفاض الدرجة المثلي ، كلما طالت فترة التفاعل الإنزيمي • وذلك بفرض ثبات العوامل الإخري المؤثرة ؛ وأهمها الرقم الهيدروجيني ، وتركيز الإنزيم ، ووجود المنشطات أو المثبطات وغيرها من العوامل•

ومن الملاحظ تضاعف معدل الزيادة فى درجة النشاط الإنزيمي ، مع كل إرتفاع فى درجة الحرارة قدرة عشر درجات مئوية • ويعّبر ، عادة ، عن هذا المعدل – شأنة فى ذلك شأن معدل التفاعلات الكيماوية ، أو الفيزيائية ، أو الفسيولوجية – بالمعامل الحراري Temperature coefficient Q_{10} • فهو ، أى المعامل الحرارى ، يبلغ فى التفاعلات الإنزيمية ٢ فأكثر •على عكس التفاعلات الأخري ، الذي ينخفض فيها هذا المعدل ، عن هذا الحد ، مع كل إرتفاع فى درجة الحرارة ، قدرة عشر درجات مئوية •

$$Q_{10} = \frac{Rate at t+10}{Rate at t}$$

ويمكن الإستعاضة عن المعادلــة الســابقة بمعادلــة Van't Hoff ، عنــد عــدم توافر نتائج لكل إرتفاع في درجة الحرارة قدرة عشرة درجات كالآتى :

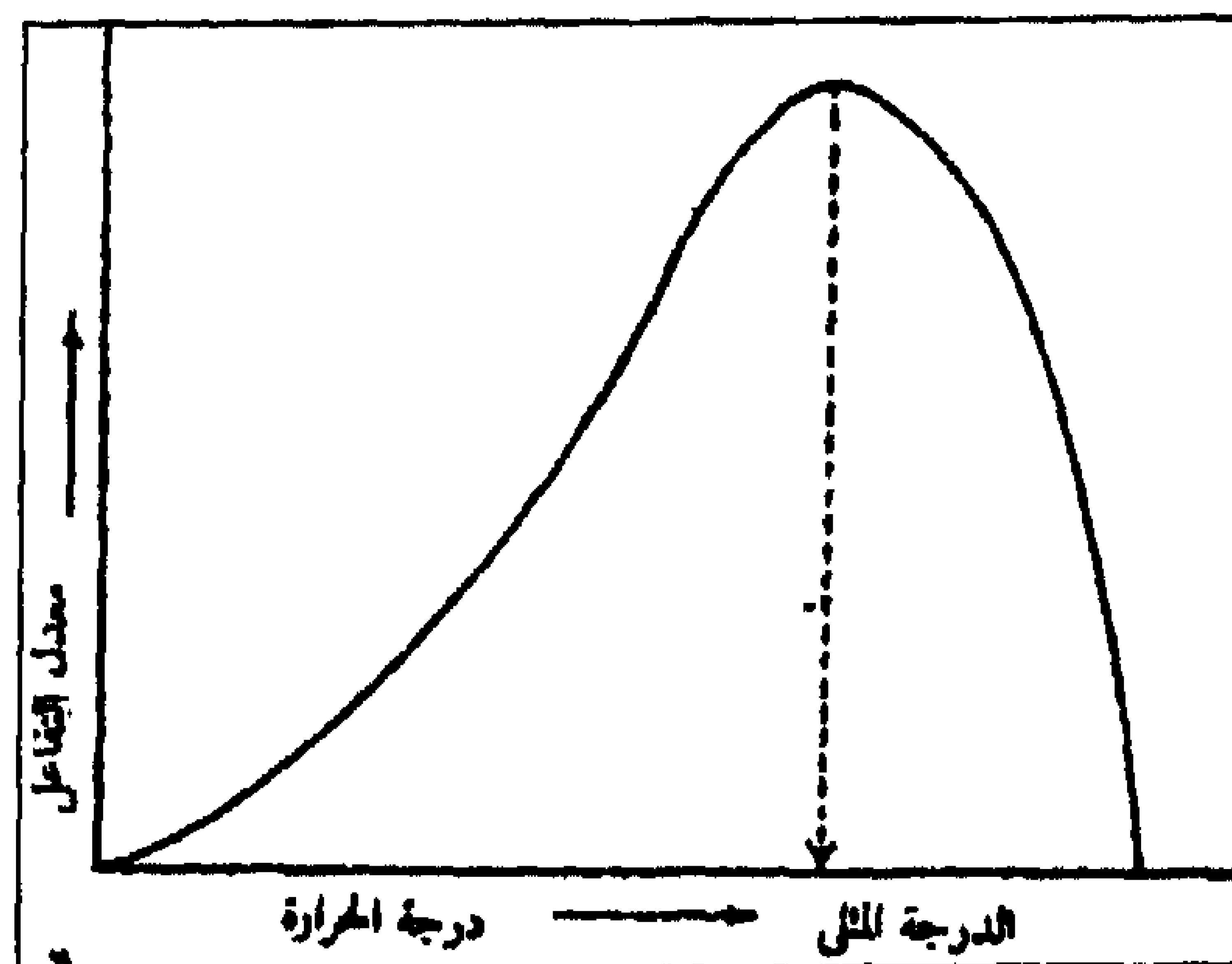
$$\log Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1}\right)^{10/t_2-t_1}$$

كما يمكن التعبير عن المعادلة فى صــورتها اللوغارتميــة لتســهيل إســتخدامها كالآتي:

$$\log Q_{10} = \frac{10}{(t_2 - t_1)\log\frac{R_2}{R_1}}$$

حيث R_1 = معدل التفاعــل عنــد درجــة حــرارة t_1 ، و R_2 = معــدل التفاعل عند درجة حرارة t_2

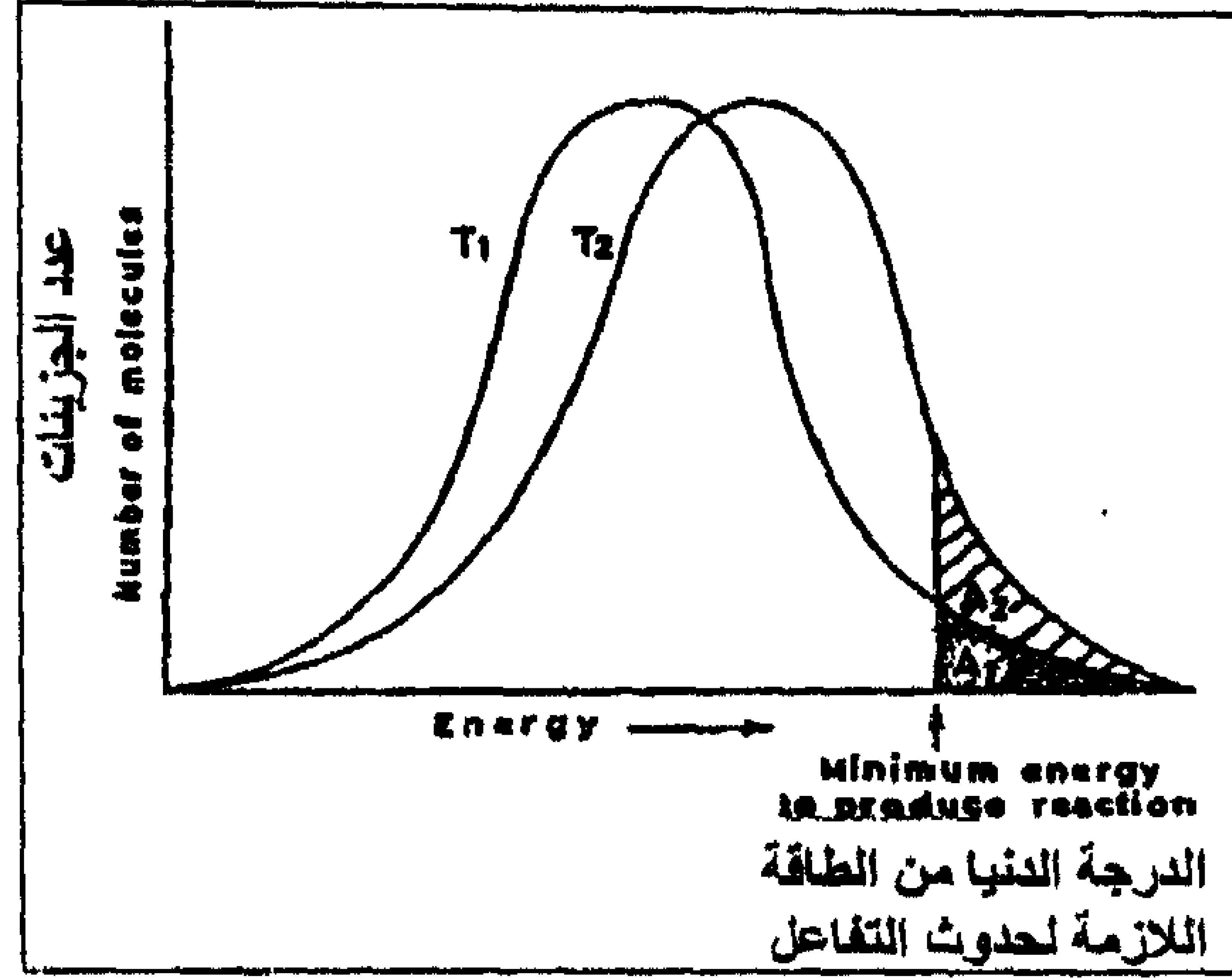
ويوضح الشكل التالي ، هــذا الســلوك العــام ، لمنحنــي الإطــراد Progress curve ، وهو يبين العلاقة بــين معــدل النشــاط الإنزيمــي ، ودرجــة الحــرارة . فمع إرتفاع درجة الحــرارة ، قــدرة عشــر درجــات ، فــى المــدى مــن الصــفر المئوي ، وحتــي الدرجــة المثلــي Optimum temperature يتضــاعف معــدل النشاط الإنزيمي . وقد يرجع هــذا الســلوك ، فــى هــذه المرحلــة ، إلــي تــأثير درجة الحرارة على زيادة الطاقة الحركيــة للجزيئــات المتفاعلــة ، مــا يزيــد مــن فرص إصطدامها ، وتفاعلاتها ذاتيــاً ، تمامــاً مثــل التفــاعلات الغيــر إنزيميــة . وربما يرجع إلي التأثير الإيجابي لدرجــة الحــرارة ، عــالى التــآلف بــين الإنــزيم ومــادة التفاعــل ؛ أى علــى K_1 ، K_2 ، أو الســرعة الفعليــة لهــدم المركــب الوســطي ES ؛ أي علــى K_3 أو إســتقرار الإنزيمــي ، وثباتــة .وقــد تشــترك جميع هذه العوامــل ، وغيرهــا ، لتفســير المعامــل الحــرارى .حيــث أن مقــدار الزيادة فى الطاقة الحركية ، لجزيئــات المــادة المتفاعلــة ، نتيجــة إرتفــاع درجــة الحرارة ، عشر درجات مئويــة ، لا تتعــدي قــدر ضــئيل للغايــة . وهــذا القــدر يعادل ما قيمتة $\frac{10}{T}\times100$ ، حيث T = درجة الحرارة المطلقة .



تأثير درجة الحرارة على معدل التفاعل الإنزيمي

ولهذا فقد افترض Arrhenius أن الجزيئات النشطة ، فقط ، هي القادرة على التفاعل ، وليست جميع جزيئات المادة المتفاعلة. أى الجزيئات التي تمتص الطاقة ، ويبلغ محتواها الطاقي ، نتيجة التنشيط الحرارى ، قدراً ، معيناً ، من الطاقة .

وباستخدام قانون توزيع الطاقة لماكسويل Maxwell-Boltzmann distribution law . أمكن حساب العدد النسبي للجزيئات النشطة ، في مجموعة ما ، من جزيئات المادة . وعند مقارنة عدد الجزيئات التي تم تنشيطها ، قبل ، وبعد ، إرتفاع درجة الحرارة ١٠ درجات ، مئوية (T_2 , T_1) يلاحظ أن عدد الجزيئات النشطة تكون مساوية لضعف عدد الجزيئات الغير نشطة (A_2 , A_1) ، بعد ارتفاع درجة الحرارة عشرة درجات ، حيث لوحظ إزاحة منحنى التوزيع الطاقى للجزيئات تجاه اليمين قليلاً ، بعد رفع درجة الحارة إلى T_2 . وهو ما ترتب عليه مضاعفة عدد الجزيئات النشطة ، بما قيمته A_2 . كما يوضحة الشكل :

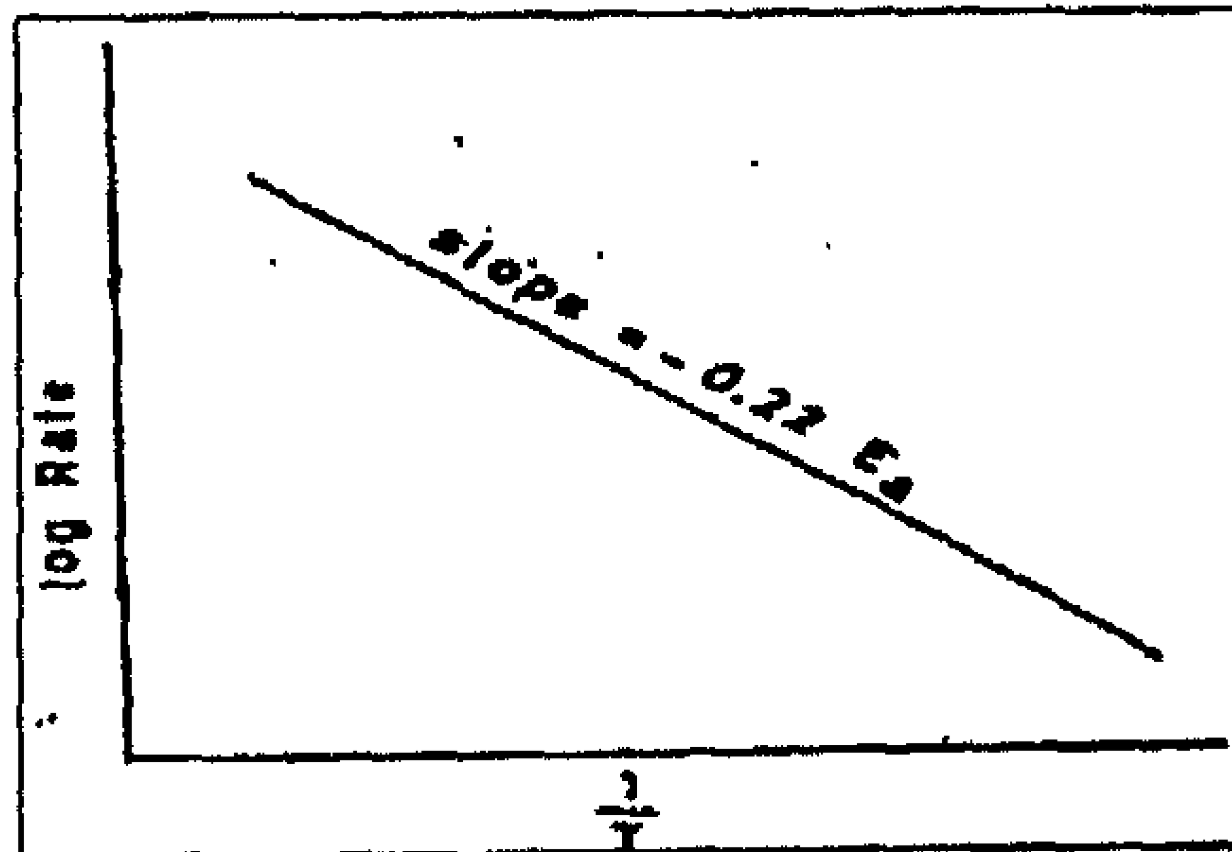


تأثير ارتفاع درجة الحرارة على عدد الجزيئات الإنزيمية النشطة

ومن الملاحظ أن تأثير درجة الحرارة ، كما أوضحة Arrhanins ، إنما يكون على ثابت معدل التفاعل حسب العلاقة :

$$\ln K = C - \frac{E_a}{R}.\frac{1}{T}, or \quad \log K = C - \frac{E_a}{2.3R}.\frac{1}{T}$$

حيث أن ln رمز اللوغاريتم الطبيعي للأساس e (العلاقة بين النظام اللوغاريتمي العادل common system للأساس ١٠ والنظام اللوغاريتمي الطبيعي natural or Naperian system للأساس e والذي يرمز له بالرمز ln هي : ln x = 2.303 log x ، و C ثابت . وتبين هذه المعادلة أن المنحنيات البيانية للوغاريتم K ، ضد مقلوب درجة الحرارة المطلقة $(\frac{1}{T})$ ، هى معادلة خط مستقيم ، ميلة $-E_a/2.3R$ ، أى $-0.22E_a$.



وبذلك يمكن تقدير قيمة E_a بعد تقدير معدل التفاعل ، عند درجات حرارة مختلفة . ويوضح الرسم البيانى التالى العلاقة بين لوغاريتم المعدل ، ومقلوب درجة الحرارة المطلقة .

وإذا كانت قيمة E_a معلومة ، فإنة يمكن مقارنة معدلي التفاعل عند درجتي حرارة مختلفتين T_1 و T_2 كالآتى :

$$\log \frac{K_2}{K_1} = \frac{E_a}{2.3R}\left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}\right)$$

$$\text{Or } \log \frac{K_2}{K_1} = \frac{E_a}{2.3R}\left(\frac{T_2 - T_1}{T_1 T_2}\right)$$

ويلاحظ أن نسبة K_2 إلي K_1 لا تتوقف فقط ، على الفرق بين درجتى الحرارة T_1 و T_2 ، وإنما تتوقف يضاً على حاصل ضربهما ،

$$\frac{N_a}{N_t} = e^{-(E_a / RT)}$$

حيث أن N_a عدد الجزيئات النشطة ، وN_t العدد الكلي للجزيئات ، و E_a طاقة التنشيط ، و R ثابت الغازات ، و T درجة الحرارة المطلقة ،

ومن ناحية إخري ، فإنه يتضح من منحني العلاقة بين درجة الحرارة ومعدل النشاط الإنزيمي ، أن بزيادة درجة الحرارة ، عن الدرجة المثلي للإنزيم ، ينخفض معدل الزيادة فى النشاط الإنزيمي بدرجة فجائية ، حتي تنعدم تماماً ،

وقد يرجع ذلك ، لتغير طبيعة الإنزيم وتلفة Denaturation ، مع إرتفاع درجات الحرارة ، وما يترتب علية من خفض ، مستمر ، فى تركيز الجزيئات الإنزيمية الفعالة ، ثم تفكيك الروابط بين مكوناتة البروتينية ، وما يعقبها من تغير في الشكل الفيزيائي الخاص ، المميز لها ، ثم تجلطها Coagulation ، وتجمعها تجمعاً غير عكسي ، عند درجة حرارة تقرب كثيراً من ٧٠°م ،

وتفقد ، معظم ، الإنزيمات ، فى محاليلها ، نشاطها الإنزيمي ، تماماً ، في درجات حرارة تقل فى غالبيتة الحالات ، عن ٧٠°م ، عدا الإنزيمات المقاومة للحرارة ؛ مثل الإنزيمات البكتيرية التي تعيش فى الينابيع الحارة Thermophilic bacteria ، وإنزيم Adenylate Kinase ، وإنزيم α-amylase ، والتي يمكنها مقاومة درجة الحرارة حتي ٩٠° –١٠٠°م لفترات قد تصل إلي الساعة . وهي الفترة التي تتغير بعدها طبيعة الإنزيم الفيزيائية ،

ومن الملاحظ أن المعامل الحراري Q_{10} ، لمعدل تغير طبيعة الإنزيم ، يزيد كثيراً ، جداً ، عن المعامل الحراري لأن عملية أخرى معروفة • وهو ما يعطي للإنزيم القدرة على الثبات والاستقرار ، لفترة زمنية قد تطول ، وتقصر ، تبعاً لدرجة الحرارة ، التي يتعرض لها • فإذا إفترضنا أن المعامل الحراري لمعدل تغير طبيعة الإنزيم تساوي ١٠ ، فإن معدل التغير عند ٧٠°م ستبلغ حوالى مليون ضعف ، مقارنة بهذا المعدل عند ١٠°م •

ومن الملاحظ ، أيضاً ، زيادة مقاومة بعض الإنزيمات للحرارة ، متى إحتفظت بتركيبها الفيزيقي ، وظلت مرتبطة بمرافقها ، ومادة تفاعلها ، وإذا وجدت بحالة جافة ، غير ذائبة ، مثل تلك الموجودة في الجراثيم والبذور الجافة • ومثل هذه الإنزيمات ، تكون درجات حرارتها المثلي أعلى من نظيرتها تحت الظروف المتماثلة •

هـ – المنشطات المعدنية Metalo -activators

يمكن لبعض المركبات الغير عضوية ، أو أيوناتها ، زيادة فعالية النشاط الإنزيمي ، ظاهرياً ، خارج الخلايا الحية ، وقد تتضاعف سرعة التفاعل ، لكثير من الإنزيمات ، مائة ضعف ، نتيجة إضافة مثل هذه المواد ، وهى التي تعرف بالمنشطات المعدنية Metaloactivators • ومن أمثلتها زيادة فعالية إنزيم الفوسفاتيز ، في وجود أيونات الماغنسيوم ، والأرجينيز في وجود المنجنيز ، والألفا الأميليز فى وجود الكلوريد •

وتختلف إحتياجات التفاعلات الإنزيمية ، خارج الخلايا الحية ، عن داخلها ، لوجود مثل هذه المركبات ، أو الأيونات • فقد تعمل بعض الأيونات كمنشطات لإنزيمات معينة ، ولكنها فى نفس الوقت تعمل كمثبطات لإنزيمات أخري ، أو معيقة لها ، أو ذات سمية خاصة ، مثل Pb^{++} الرصاص ، Hg^{++} الزئبق ، Ag^{+} الفضة • كما يختلف هذا التأثير المنشط ، أو المثبط ، تبعاً لتركيزها فى وسط التفاعل ، وحالة ، وطبيعة الإنزيم نفسة ، من حيث النشاط أو الخمود ، وللتاثير المشترك للأيونات دوراً هاماً في هذا الشأن •

ويرجع زيادة فعالية النشاط الإنزيمي ، ظاهرياً ، خارج الخلايا ، التي يتم إضافة مثل هذه المنشطات لواحدة ، أو أكثر ، من الآليات الموضحه أدناه ٠

ومن ناحية أخري قد تدخل المنشطات المعدنية في تركيب الإنزيم كعامل مرافق Co factor كما أسلفنا ، مثل أيونات Fe^{++} ، Cu^{++} ، Co^{++} ، Zn^{++} ، Mn^{++} ، K^{+} ٠ ووجودها ضمن تركيب الإنزيم من الأهمية بمكان ، لظهور النشاط الإنزيمي الحقيقي ، وزيادة فعاليتة داخل النظم الحية ، من خلال واحدة ، أو أكثر ، من الآليات الآتية الموضحة أدناه ، و طبقاً لثبات سرعة التفاعل Velocity constant ، وتركيز أى من مكونات التفاعل .

نظريات وآليات تفسير ظواهر المنشطات

يمكن تفسير ظواهر المنشطات من خلال واحدة ، أو أكثر ، من الآليات الآتية :-

١- يساعد على إستحلاب المواد الدهنية ، و بذلك تزداد مساحة الأسطح الملامسة للإنزيم ، وهو ما يفسر عمل منشطات إنزيم الليبيز ، حيث يكون الإنزيم فى الجانب المائي منفصلاً عن جانب المادة الزيتي ٠

٢- زيادة سطح ملامسة مادة التفاعل مع الإنزيم ، فيزداد فرصة تكوين المركب الوسطي ES ٠

٣- تثبيت أو حماية المجموعات الفعالة للإنزيم ، مثل التأثير المنشط لعنصر المنجنيز فى زيادة كفاءة إنزيم التحلل الفوسفوري Phosphorylase ، حيث تهيئ الطريقة المثلي لإتحاد الإنزيم مع مادة التفاعل ، أو قد يعمل كمركب مخلبي يساعد فى إتحاد البروتين الإنزيمي ، مع مادة التفاعل ، لتكوين المعقد الإنزيمي لمادة التفاعل المؤقت ES ٠

٤- حماية ووقاية الإنزيمات من تأثير وجود بعض السموم ٠ فقد وجد أن البروتينات ، والأحماض الأمينية ، والشموع ، وكبريتوز الهيدروجين

، يمكنها تعويض الفعل الضار الناشئ عن وجود آثار من المعادن الثقيلة ، في الماء المقطر ، على إنزيم اليوريز Urease ، الذي يحتاج لإظهار فعاليته ونشاطه لوجود مجموعات هيدروجين للكبريت الحر في جزيئه ٠

٥- إزالة المادة التي توقف عمل الإنزيم de-inhibition ؛ مثل إيقاف نشاط إنزيم Cytochrome oxidase ، في وجود أول أكسيد الكربون٠ ولكن عند تعريض الإنزيم ، مع المثبط الإنزيمي ، إلى الضوء القوي ، يمكن تحليل المركب المعقد (أول أكسيد الكربون – الإنزيم) إلي مكوناته مع تحرير الإنزيم النشط ٠

٦- حماية المجموعات الفعالة للإنزيم ، من أثر المنشطات المحيطة ، أو نواتج التفاعل ، بتكوين معقدات معها ، أو ترسيبها ٠

٧- التأثير على إتزان التفاعل الإنزيمي ، وفقاً لقانون فعل الكتلة ، من خلال زيادة تركيز معقد MS ،أوإستبعاد ناتج التفاعل بالتفاعل معه ٠

٨- إعادة التركيب الطبيعي للإنزيم الأصلي ٠ وذلك من خلال :

أ- تعويض المرافق الإنزيمي ، الذي يكون قد فقد ، أثناء عمليات عزل ، الإنزيم وإستخلاصه ، وتنقيته ؛ مثل فقد النحاس ، كمرافق إنزيمي ، من الإنزيمات diphenol oxidases ، عند استخلاصه٠ وبتعريض الإنزيم المفصول ، بأيونات نحاس ، تعيد إلية فعاليته

ب-تحسين الصفات الفيزيائية للبروتين الإنزيمي ، الذي يكون قد أمكن فصله ، واستخلاصه ٠ مثل إضافة كبريتيد الهيدروجين H_2S لبعض الإنزيمات ، التي تعيد إلي الإنزيمات المفصولة نشاطها ، من خلال تأثيرة الإختزالي ، لروابط S-S الكبريتية المانعة لفعالية الإنزيم ، وتحويلها إلي Sulfhydryl group SH-SH الفعالة ، أو بترسيب الأيونات المعدنية ، التي قد تكون مرتبطة بالإنزيم ، ومعيقة لنشاطة الفسيولوجي ، من خلال التفاعل معها ٠

٩- تنشيط البروتين الإنزيمي وحفظه بصورة فيزيقية طبيعية .

١٠- بلمرة وتجمع جزيئات البروتين للإنزيمات المفردة monomers الخاملة ، في تجمعات ثلاثية ، أو رباعية Trimers or tetramers ذات فعالية عالية ، ووزن جزئ مناسب للتفاعل الإنزيمي ؛ مثل تجمع وحدات البروتين الإنزيمي acety CoA Carboxylase ، في ثلاثيات ، وزنها الجزيئ ١٦٠٠٠٠٠-١٨٠٠٠٠٠ في وجود السترات .

١١- تكوين روابط نشطه ، بين البروتين الإنزيمي ، والأيون المعدني binding link ، يكون من شأنها تكوين الإنزيم النشط فسيولوجياً $E + M \rightleftharpoons EM$ ، حيث يرتبط مع مادة التفاعل كالآتي :



$$EM + S \rightleftharpoons EMS$$

١٢- تنشيط مادة التفاعل بتكوين رابطة نشطة بينها وبين أيون المعدني $M+S \rightleftharpoons MS$ ويمكّن بذلك ، مادة التفاعل من الإدمصاص ، أو الإرتباط بالبروتين الإنزيمي كالآتي :



$$MS + E \rightleftharpoons EMS$$

و - المثبطات Inhibitors

إضافة للعوامل الفزيقية physical factors ، التي توقف ، أو تعيق ، أو تقلل ، من النشاط الإنزيمي ، مثل الحرارة ، الرج الشديد ، والتعريض للأشعة فوق البنفسجية ، فإن كثير من المركبات الكيماوية السامة ، توقف ، أو تثبط ، نشاط كثير من الإنزيمات ، دون ما تأثير على الطبيعة الفيزيقة للإنزيم ، وقد تكون ، هي نفسها ، نواتج نهائية للتفاعل الإنزيمي . أو مربكات تشبة ، إلي حد كبير ، التركيب الفزيقي ، لمواد التفاعل ، لها القدرة على الإرتباط ، بأى من مكونات التفاعل الإنزيمي ، مانعة التحول الإنزيمي ، أو معيقة لنشاطة ، خلال أى من سلسلة مراحل التحول ، وذلك

دون أى تأثير على التركيب الفزيقيى للإنزيم ، أو إتلافة وتحطيمة • وعلى ذلك ، يمكن للإنزيم أن يستعيد نشاطة الحافزي ، بزوال هذه المواد ، من بيئة التفاعل •

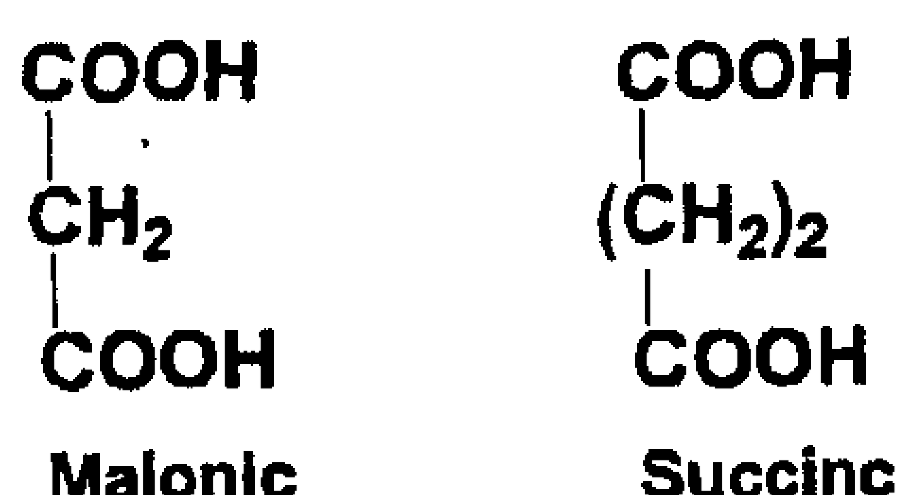
وعلى العموم ، يمكن تقسيم مثل هذه المثبطات إلي :

١) مثبطات تنافسية Competitive inhibitors

٢) مثبطات غير تنافسية Non competitive inhibitors

أولاً : المثبطات التنافسية :

وهي مركبات تعمل على زيادة ثابت K_m ، تشبه فى التركيب مواد التفاعل كيماءياً ، ويتنافسان ، كل منهما ، على الإرتباط بذات الإنزيم على بعض ، أو جميع ، مجموعاتة الفعالة ، المتمثلة على نفس نقط إرتكازها ، ويحول هذا الإرتباط ، دون التحول الإنزيمي ، وإيقاف ، أو تثبيط ، نشاطة الحافزي ، مع مادة تفاعلة الأصلية ونتيجة لهذا التنافس ، تنخفض فية $\frac{1}{K_m}$ ؛ أى الألفة بين الإنزيم ومادة التفاعل • ويتوقف مقدار الإعاقة ، أو التنافس ، على التركيز النسبي ، لكل من المثبط ، ومادة التفاعل ، وعلى مدي التآلف بين الإنزيم ، ومادة الفتاعل ، من جهة ، وبين الإنزيم والمثبط من جهة إخري • ومن أمثلتها حمض Malonic ، وهو يشبه فى تركيبة حمض السسكنيك ، فكلاهما حمض ثنائي الكربوكسيل •



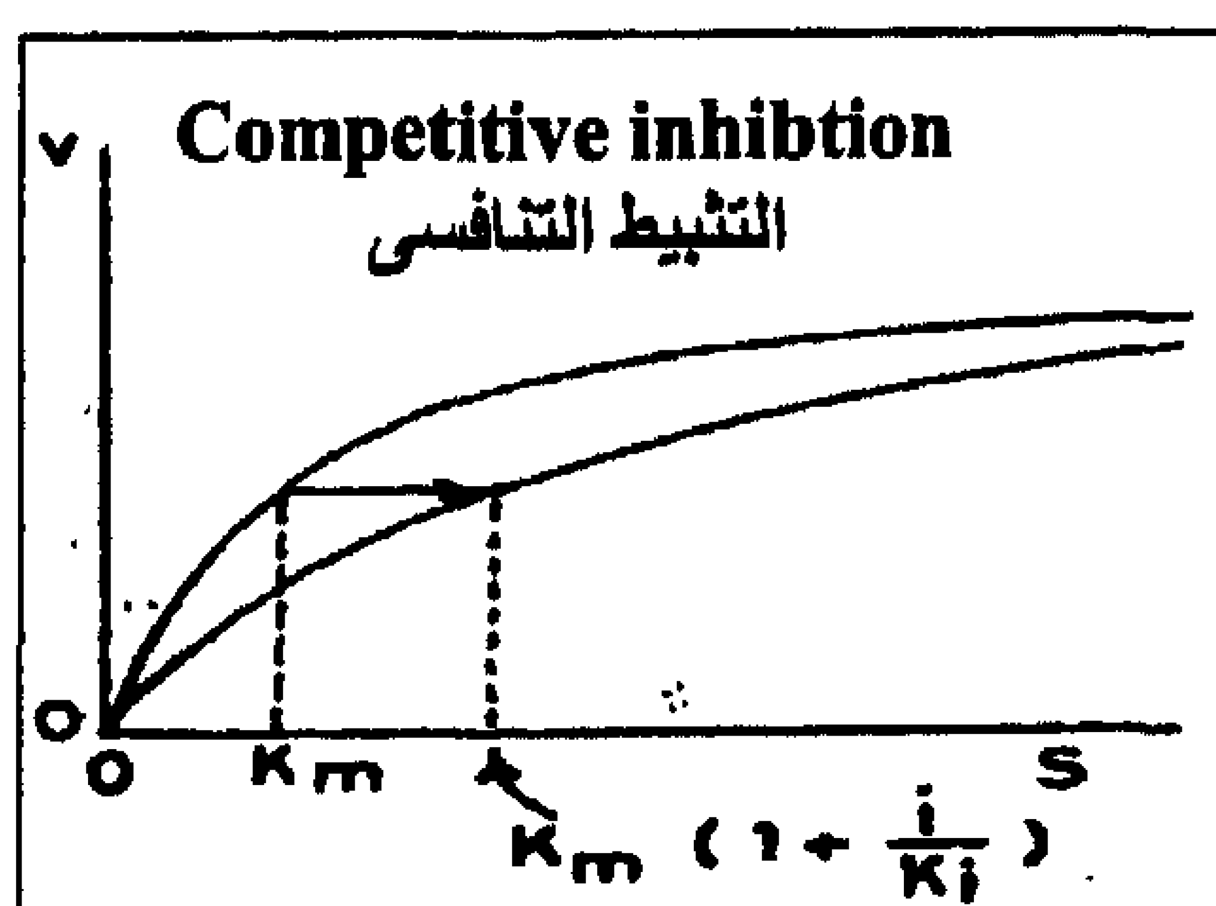
فهو مثبط تنافسي ، لإنزيم Succinate dehydrogease ، الذي يحول حمض السكسيت إلي فيوباريت ، حيث يتحد الإنزيم مع المالونيت ، بدلاً من

السكسنيت ، مكوناً معقد غير قابـل للتحلـل ، وتختفـي الصـورة الحـرة للإنـزيم . Free enzyme





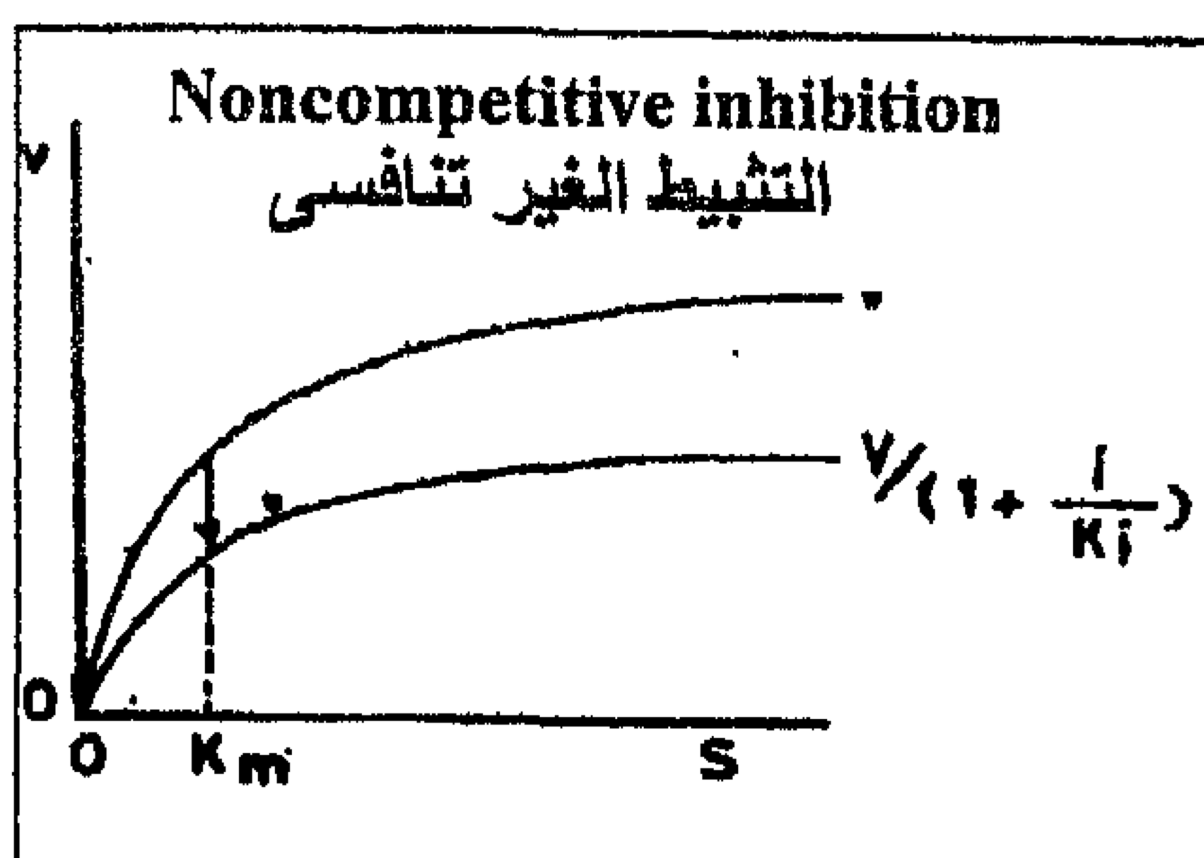
وتؤثر المثبطـات التنافسـة على معـدل التفاعـل الإنزيمـي ، كغيرها من العوامـل ، مـن خـلال تأثيرهـا علـى قيمـة Km ، ولا تؤثر على قيمـة V كمـا يوضـحة الشكل التالي :



ويتبين من الشكل ، أنه كلما زاد تركيـز مـادة التفاعـل ، مـع ثبـات تركيـز المثبط التنافسي ، كلما قلت قيمة التثبيط أو الإعاقـة التنافسـية ، والعكـس صـحيح ، يزداد التثبيط التنافسي ، عند خفـض تركيـز مـادة التفاعـل ، وتختفـي الإعاقـة التنافسية تماماً ، عند زيادة تركيز مادة التفاعل

ثانياً : المثبطات الغير تنافسية :

وهي مركبات ترتبط جزيئاتها بمواضع خاصة ، علـى سـطح الإنـزيم ، فـي غير مواضع المجاميع النشطة ، المخصصـة لإرتبـاط مـادة التفاعـل ، فهـي إذن ، مركبات لاتنافسية ، مع مادة التفاعـل ، علـى مواضـع الإرتبـاط بـالإنزيم ؛ أي لا تؤثر على علاقة التآلف بين الإنزيم ومـادة التفاعـل ، وبالتـالي لا تـؤثر علـي قيمة K_m ، ووجود المثـبط اللاتنافسـي ، يـؤدي إلـي خفـض التركيـز الفعـال للإنزيم ، وبالتالي خفض قيمة V ، كما يوضحة الشكل التالي :



ويتبين من الشكل ، أن زيادة تركيز مادة التفاعل ، لا يؤدي إلي تقليل ، أو إزاحة ، أثر التثبيط اللاتنافسي ، الناتج عن إرتباط المثبط بالإنزيم ؛ حيث يتوقف قيمة التثبيط ، أو الإعاقة ، على تركيز المثبط الإنزيمي فقط .

ويرجع تأثير هذه المثبطات ، إلي واحدة ، أو أكثر ، من التأثيرات الآتية :

١) فصل المجموعة الفعالة للإنزيم ، من خلال فصلها ، أو ترسيبها ، وفقد فعالية الإنزيم المحفزة . ومن أمثلتها سيانيد البوتاسيوم ، الذي يرسب مجموعة النحاس الفعالة ، الداخلة في تكوين إنزيم Ascorbic acid oxidase . وقد وجد ان إضافة أيونات النحاس ، بعد التخلص من سيانيد البوتاسيوم ، في بيئة التفاعل ، يستعيد معها النشاط الإنزيمي .

٢) الإرتباط بالإنزيم ، أو الإدمصاص على أسطحه الفعالة ، في نقط إرتكاز بعيدة عن مواضع مجاميع الإنزيم الفعالة . وهي بالطبع مركبات مثبطة يختلف تركيبها الكيماوي عن تركيب مادة التفاعل للإنزيم . ومن أمثلتها ، وجود الحمض الأميني Lysine المثبط لفعل إنزيم Arginase .

٣) تغير طبيعة الإنزيم البروتينية Denaturation وتجلطها Coagulation ؛ أى تغير في الشكل الثلاثي الأبعاد لبروتين الإنزيم ، فيضعف ، أو يقف ، قدرة الإنزيم المحفزة ، وإن لم تؤثر على إرتباطه بمادة التفاعل ومن أمثلتها : Trichloro acetic acid ، واليوريا ، وفقاعات الهواء Foaming و P- Chloro mercuribenzoate .

٤) الإتحاد مع المركب الوسطي (ES) ، ومنع تحلله إلي نواتج التفاعل الإنزيمي ، وتختص بها بعض المثبطات الغير تنافسية Uncompetitive .

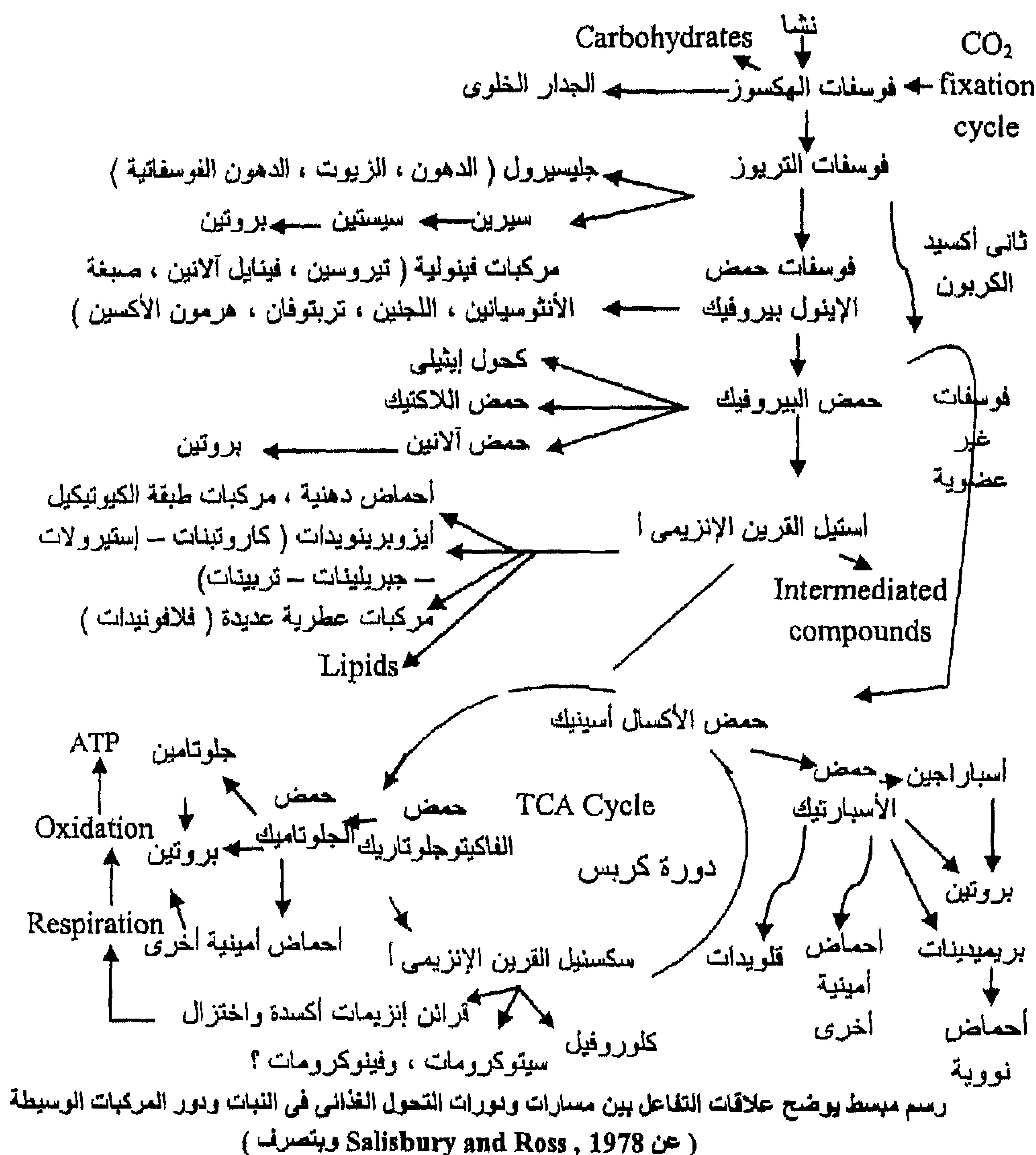
الفصل العاشر

قواعد تنظيم النشاط الإنزيمى

- التأثير على التركيز النشط للإنزيم .
- التأثير على النشاط الإنزيمى نفسه عند ثبات كمية الإنزيم .
- التنافس بين الإنزيمات على مادة تفاعل أم واحدة ، أو عدم التوزيع المتجانس لأطراف التفاعل فى الخلية .
- العوامل البيئية الخارجية المحيطة .

الفصل العاشر
قواعد تنظيم النشاط الانزيمى
Regulation Basis of Enzyme Activity

يوضح الرسم التخطيطى الآتى بعضا من علاقات التحولات المختلفة ، بين مسارات ، ودورات التحول الغذائى ، داخل الخلية الحية ، وهى بدون شك ، علاقات متشابكة ومتقاطعة ، بدرجة من التعقيد يصعب وضع حدود فاصلة بينها . فكيف يمكن تنظيم هذا النشاط داخل الخلية الحية ؟



رسم مبسط يوضح علاقات التفاعل بين مسارات ودورات التحول الغذائى فى النبات ودور المركبات الوسيطة
(عن Salisbury and Ross , 1978 وبتصرف)

يبدو أن تنظيم هذا النشاط ، البالغ التعقيد ، والبالغ التنظيم ، فى نفس الوقت ، يتم تحت تأثير مجموعة خاصة من المنظمات الحيوية ، المخلقة طبيعياً داخل الخليـة ، أو تقوم بتخليقها ذاتياً ، وهذه المجموعة المنظمة يحدد أنواعها وتراكيبها ، وتتحكم فيها التركيب الوراثى لكل خلية . ففى حدود التركيب الوراثى للخلية ، لابد وأن تلعب هـذه المنظمات الحيوية (الإنزيمات و الهرمونات والفيتامينات) دوراً هاماً فى هذا الشأن . رغم عدم وضوح آليات أو ميكانيكيات تأثيراتها . و طالما نحن بصدر الحـديث عـن الإنزيمات ، فإنه من الضرورى أن نتحدث عن أسس تنظيم النشـاط الإنزيمـى لهـذه المسارات ، ولو بصورة موجزة . ففى مسارات عمليات التحول الغـذائى المختلفـة ، السابق الإشارة إليها ، يتبين أن هذه العمليات لابد لها من وجـود بعـض الإنزيمـات المتخصصة لتحفيزها ، ولتحديد التوازن بينهما . ويحكم ذلك مجموعة مـن العوامـل الوراثية والبيئية . وعلى ضوء الدراسات التى تمت فى هذا المجـال ، **فإنـه يمكـن حصر أسس التحكم فى النشاط الانزيمى فى النقاط الآتى :**

١. التأثير على التركيز النشط للانزيم ، أى زيادة تركيز الإنـزيم النشـط ، علـى حساب الإنزيم المرتبط . أو بتحويل الانزيم النشط إلـى انـزيم غيـر نشـط Zymogen ، مثل تحويل إنزيم التربسين Trypsin إلى صورته الغير فعالة ، أو تحويل بعض الانزيمات إلى إنزيمات أخرى . وبمعنى آخر يمكن التأثير على التركيز النشط للإنزيم ، عن طريق كـل من أو أي من : أ) التحـول من الإنزيم الأولى proenzyme إلـى الإنزيـم الفعـال enzyme . أو ب) التجميع والتفرق للجزيئـات البروتينيـة المكونـة للإنـزيم مثـل Glutamate dehydrogenase .
٢. التأثير على النشاط الإنزيمى نفسه ، عند ثبات كمية الانزيم . أما عن طريـق التنشيط أو بالتثبيط للتفاعل الانزيمى .
٣. التنافس بين الإنزيمات على مادة تفاعل أم ، أو عدم التوزيع المتجانس لأطراف التفاعل فى الخلية . وخاصة عند نقط التقاطع لسلاسـل التفـاعلات الحيويـة

المختلفة ، إضافة إلى الفصل بين المكونات الخلوية المختلفة مكانياً . Compartmentation

٤. العوامل الخارجية البيئية المحيطة ، والتى من شأنها يمكن التحكم فى مستوى ثانى أكسيد الكربون وغيره من العوامل .

٥. دفع و إجبار النباتات على تكوين أحماض أمينية خاصة كحمض الجلوتاميك مثلا أو الأسبارتيك عند إستخدام التسميد الأزونى . أو بمعنى آخر دفع النباتات إلى تخزين الأمونيا وتكوين بروتينات على حساب الكربوهيدرات ، والعكس صحيح .

٦. العوامل الوراثية ، ونظام التحكم الذاتى فى الخلية الحية . وعلى أن يؤخذ فى الاعتبار ، عند مناقشة هذه النقاط ، التأثير المتبادل بين بروتينات الأنزيمات والعلاقة بين الانزيم ومادة التفاعل الأم ، وناتج التفاعل .

وفيما يلى نبذة مختصرة عن أهم هذه الأسس ذات العلاقة :

أولاً: التأثر على التركيز النشط للانزيم :

لعل أهم ميكانيكات تغيير التركيز النشط للانزيم هى هدم وبناء الإنزيمات وتحولاته الغذائية . وهناك تفاعلات أخرى مختلفة . قد يدخل فى بعضها الهرمونات ، وقد تتم بسرعة فائقة نذكر منها :

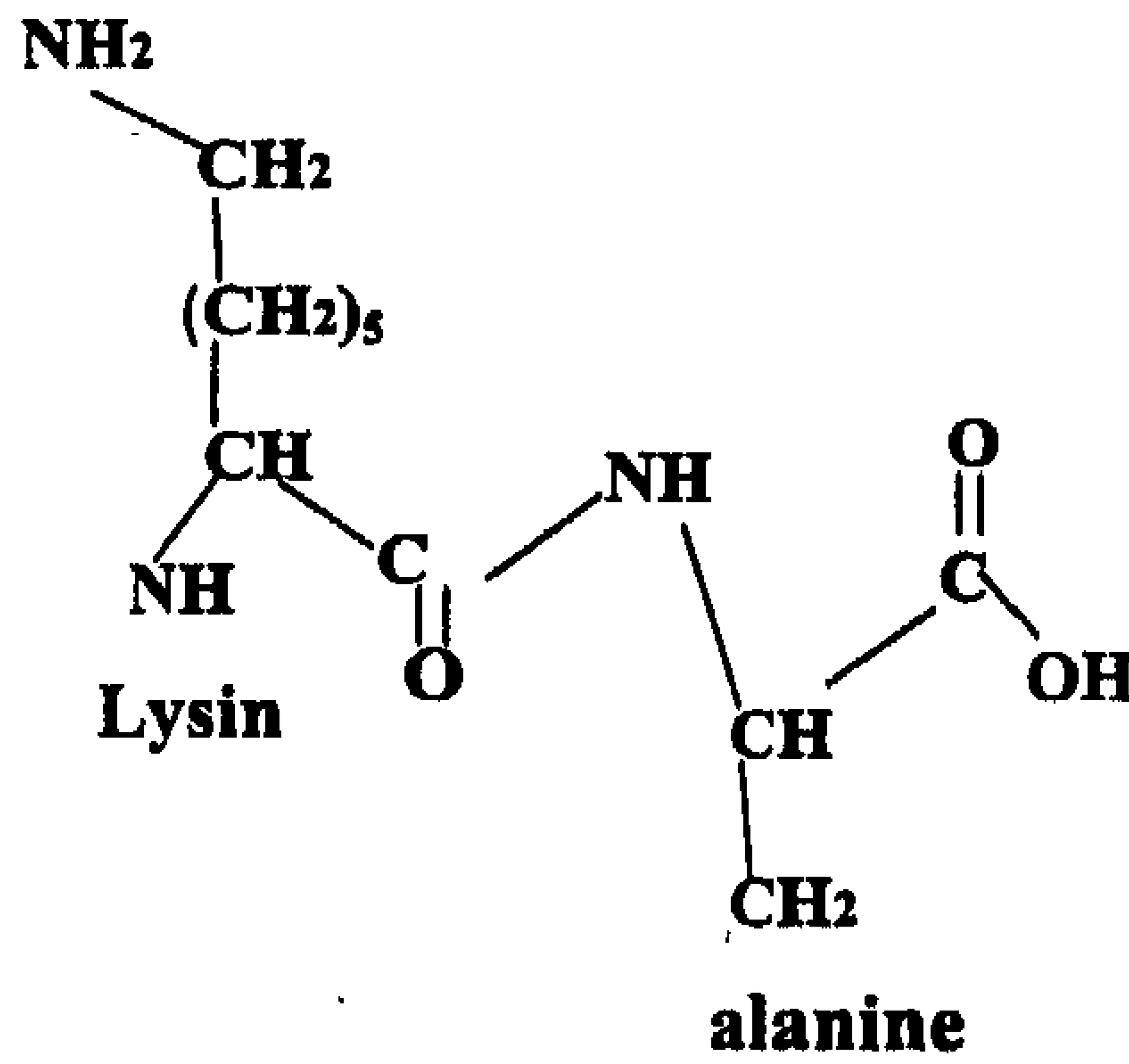
a- Proenzyme –enzyme transformation

أ – التحول من الـــ Proenzyme إلى انزيم نشط .

وهى ميكانيكية لتفاعلات إنزيمات مختلفة معروفة منها Tryptophan pyrrolase و Deoxiribonuclease و Fructose diphosphatase و Glucose-6 –p- dehydrogenase و إنزيم Trypsin .

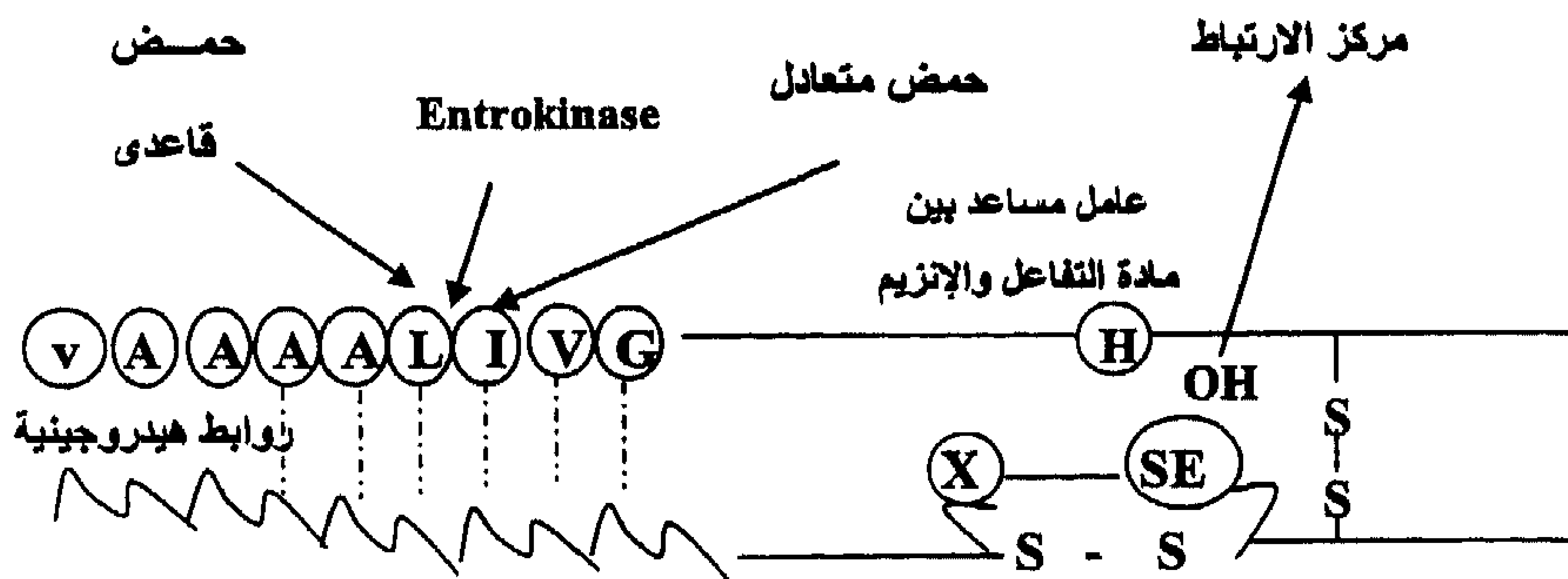
فإنزيم التربسين – مثلا – عبارة عن جزئ بروتينى بسيط ، وزنه الجزيئى ٢٣٨٠٠ وهو عبارة عن Endo Peptidase ؛ أى أنه يقوم بكسر الروابط الببتيدية عند ربط المجموعة الأمينية بالمجموعة الكروكسيلية ، الموجودة فى أحماض أمينية ذات تأثير قاعدى ؛ مثل الليسين Lysin ، و الأرجنين Arginin .

فمثلا عند الربط بين الليسين وحمض أمينى آخر متعادل ؛ مثل الألانين ، فإن الكسر بفعل انزيم التربسين ، يكون فى المكان الموضح بالسهم ، على أن يرمز للأحماض الأمينية بالرموز الموضحة الآتية :

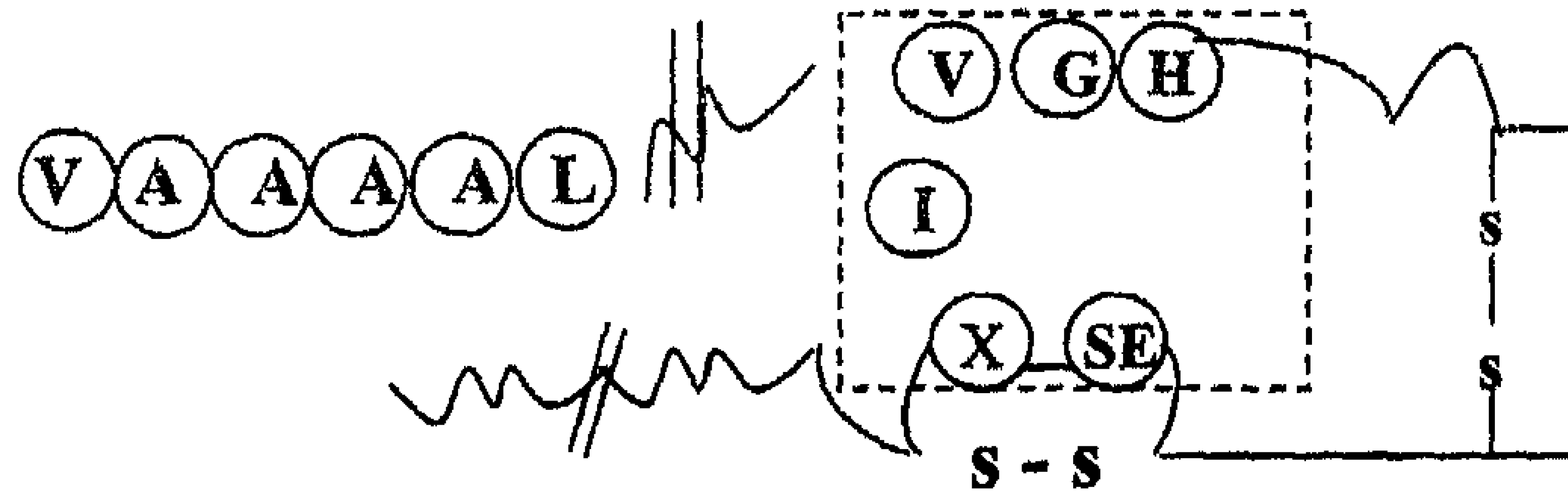


Ⓐ Aspartate
Ⓖ Glycin
Ⓗ Histidin
Ⓘ Isoleuzin
(SE) Serin
Ⓥ Valin
Ⓛ Lysin
Ⓧ مراكز ربط تخصصية

وبالنظر إلى التركيب الفراغى لكل من التربسين Trypsin والتربسينوجين Trypsinogen فى الرسم التخطيطى الآتى :



رسم تخطيطى يوضح التركيب الفراغى لإنزيم Trypsinogen (خامل) وأن مركز الإرتباط لا يسمح بالنشاط .



رسم تخطيطى يوضح التركيب الفراغى لإنزيم Trypsin (نشط) وأن مركز الإرتباط يسمح بالنشاط

يتبين أن الفرق بين الصورة النشطة والخاملة ، هو انفصال مجموعة ببتيدية من ستة أحماض أمينية . و يحفز هذا الفصل وجود إنزيم Entrokinase ، في وجود أيون الكالسيوم ، حيث يتم الفصل ، بين الليسين (L) وهو حمض أمينى قاعدى التأثير ، والأيزوليسين وهى حمض أمينى متعادل . ويتوقف الكسر بين الحمضيين الأمينيين L ، I على درجة تركيز أيون الهيدروجين (pH) أو وجود أيونات أو انزيمات خاصة .

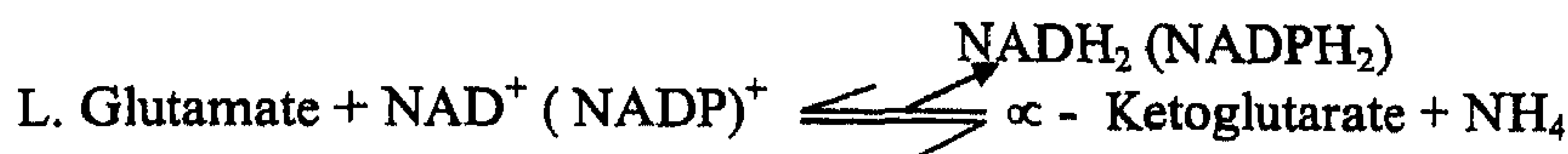
كما يمكن أن يتم التنشيط أو التحفيز الذاتى Autocatalysis ؛ حيث يعمل إنزيم التربسين نفسه ، على تحفيز أو تنشيط الإنزيم الخامل (صورته الخاملة) ويكون الإرتباط هنا ، عن طريق مجموعة الهيدروكسيل الخاصة بالحمض الأمينى سيرين . ويقوم الهستدين بفعل العامل المساعد في الربط بين الانزيم ومادة التفاعل الأم ، من حيث توزيع الشحنات ، كما هو الحال فى إنزيم الكولين إستريز choline esterase .

ب – التجميع والتفريق للجزيئات الإنزيمية b- Aggregation and disagregation of enzyme molecules

هناك بعض الإنزيمات التى يحدث لها عملية تجميع Aggregation ؛ أى إرتباط لبعض جزيئاتها البروتينية مع بعض ، تحت تأثير قوى معينة . بحيث تصبح جميع هذه الجزيئات غير قابلة للتفاعل ، وبذلك يتأثر التركيز النشط للانزيم . **ومن أمثلة ذلك :**

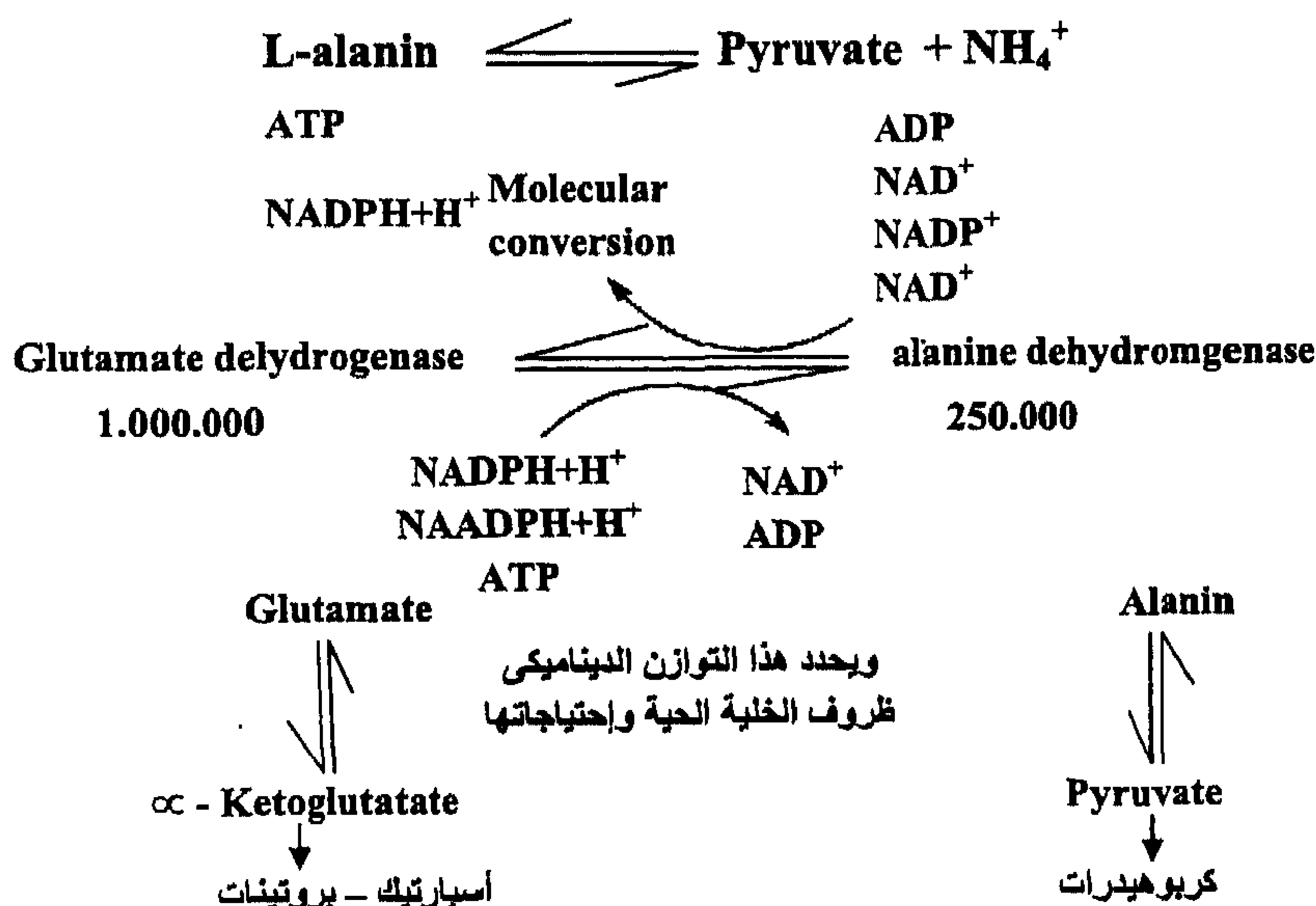
١- إنزيمـــــــــات dehydrogenase Isocitric و Glutamate dehydrogenase .

فيحفز إنزيم Glutamate dehydrogenase ، مثلا ، إتمام التفاعل :



و الوزن الجزئى لهذا الانزيم يبلغ حوالى المليون ، و عند تفريـــق disaggregation هذا الجـــزئ البروتينـــى نتيجـــة التخفيـــف ، أو وجـــود قـــرين الإنـــزيم $NADH_2$ أو $NADP+H^+$ يتجزأ إلى أربع جزيئات بروتين متشابهة ، كل منها له وزن جزيئى ٢٥٠,٠٠٠ . بينما وجود قرين NAD أو NADP ، ADP ، يساعد على تجميـــع الجزيئات الأربع هذه فى شكل الجزئ الأصلى ؛ أى أن وجودADP يعرقل أو يعيق عملية التفريق .

أما الجزيئات الصغيرة المنفصلة ، فهى تفقد تخصصها الإنزيمى ، وتأثيرهـــا الفعال على مادة التفاعل الأم L-glutamate ، بينما ، فى نفس الوقت ، تكتسب قدرة على مساعدة التفاعل : -



والانزيم الناتج هو Alanin dehydrogenase . أى أن جميع العوامل التى تشجع التفريق disaggrigation تشجع التفاعل الثانى ، على حساب التفاعل الأول، والعكس صحيح ، لإختلاف التركيز الانزيمى النشط فى كلا الانزيمين .

كما وجد أن بعض الهرومونات النباتية ، تشجع تفاعل التفريق disaggregation تماماً كما يشجعها وجود بعض الإنزيمات المساعدة ، التى تحفز توجيه التمثيل الحيوى فى اتجاه معين بالذات . وهذه التفاعلات ليست متخصصة لهرمونات معينة ، وهو نوع من أنواع التحكم الذاتى فى الخلية الحية ، حسبما تقتضيه ظروفها .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن هناك بعض الأحماض الأمينية الضرورية مثل الميثونين Methionin والأيزوليوسين Isoleucin والليوسين Leucin يمكنها أن تعرقل تفريق ، أو تحلل ، إنزيم Glutamate dehydrogenase . أى أنها تشجع ، بالتالى ، تكوين الجلوتاميت Glutamic acid . وعن طريق نقل مجموعة الأمين Transamination منه إلى الأحماض الكيتونية الأخرى ، يمكن تكوين أحماض أمينية جديدة ، تدخل فى عملية تخليق البروتين .

من ذلك يتبين أن هناك عدة عوامل تؤثر على نشاط هذا الانزيم . ويطلق على هذه الحالة من التنظيم بالتنظيم المتعدد Multivalent Regulation .

٢- وهناك مثل أخر للتنظيم الخلوى لعمليات التحول الجزيئ للإنزيمات ، شائع فى الخلايا الحيوانية ، وهى التغيرات الناتجة على انزيم الـ Glycogen phosphorylase

وهو إنزيم مركب ، يتركب من نظامين إنزيمين ، يقومان بكسر أو تحليل الجليكوجين إلى الجلوكوز ، هما النظام الإنزيمى لإنزيم ∝ glycogen Phosphorylase(a) و (b) β –Glycogen Phosphorylase والوزن الجزيئى للأول ٣٧٠,٠٠٠ و للثانى ١٨٥,٠٠٠ . و طالما كان الأول فعالا فى التفاعل :

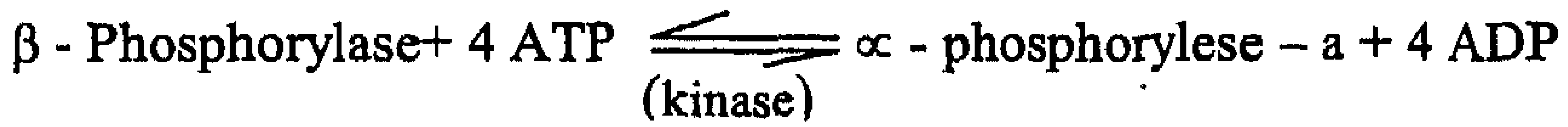


$$(Glycogen)_n + Pi \rightleftharpoons (Glycogen)_{n-1} + G\text{-}1\text{-}P$$

فإن الثانى يصير غير فعال ، ويظل خامدا . أما عند تواجد درجة تركيز مرتفعة من القرين AMP فى النظام التفاعلى ، يبدأ الانزيم الثانى على الفور فى إتمام التفاعل السابق ذكره .

وقد حسبت قيم Kmb و Kma (درجة تركيز AMP اللازم لوصول انزيم فوسفوريلز الجليوكين ألفا وبيتا إلى نصف نشاطهما الأعظم . ووجد أنه يعادل ١,٥ ×١٠^-٦ للانزيم ألفا و ٥ ×١٠^-٥ مولار للانزيم بيتا .

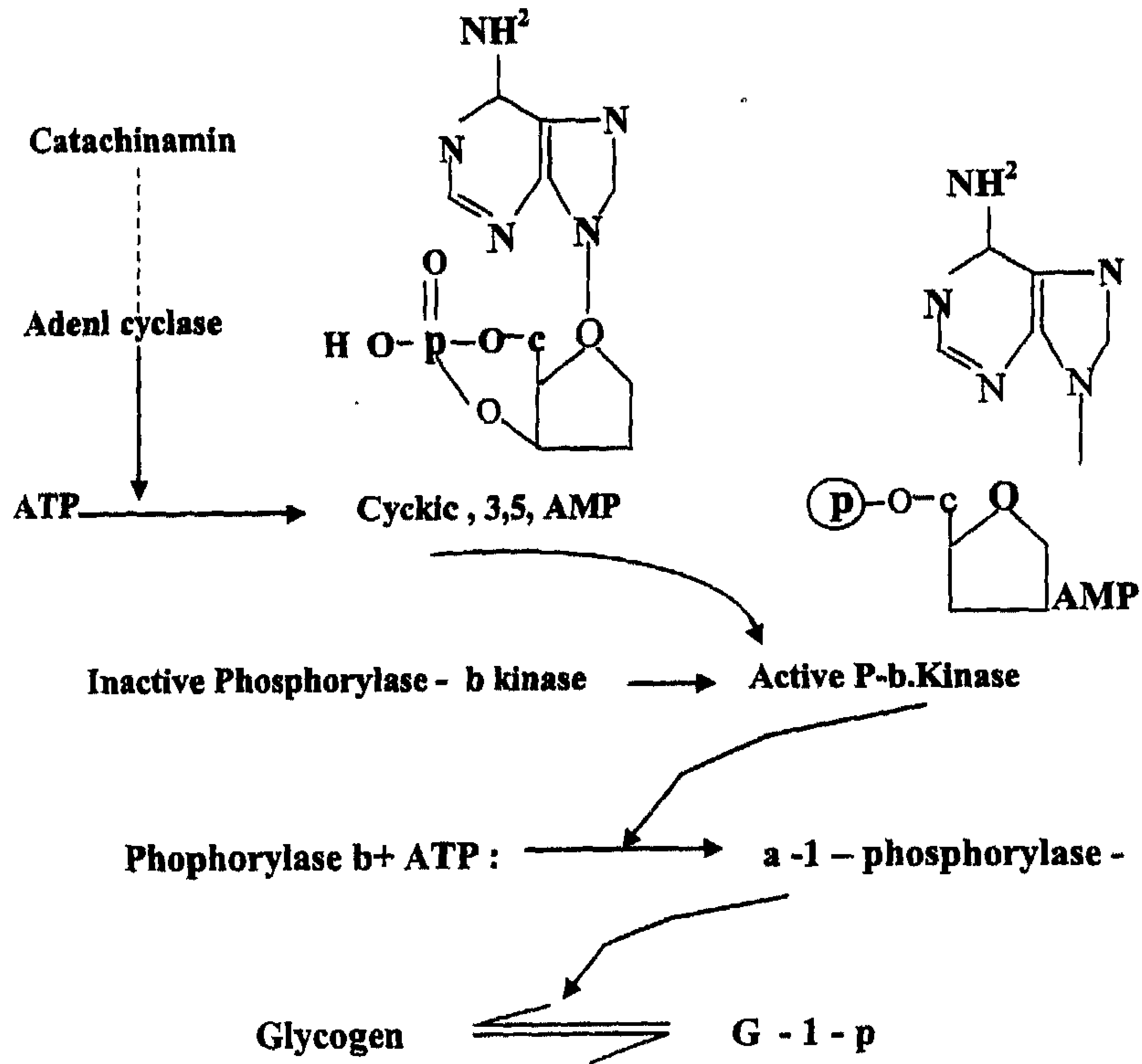
ومعنى ذلك ، أن كلا الانزيمين حساس لوجود القرين AMP . ولو أن الانزيم الثانى لا يعمل إلا إذا زادت درجة تركيز القرين AMP لدرجة أكبر بكثير مما يحتاجه الانزيم الأول ، حيث يتم تثبيطه وبعيدا عن نظام Adenilic acid system (AMP) فلابد من افتراض أن الانزيم بيتا لابد وأن يتحول للانزيم ألفا أولا حتي يمكن للأخير أن يحفز إتمام التفاعل حسب المعادلات :


β - Phosphorylase+ 4 ATP ⇌ (kinase) ∝ - phosphorylese – a + 4 ADP


∝ - Phosphorylase-a + 4 H_2O ⇌ Phosphatase β phosphorylase +4Pi

ويحكم حالات الإتزان هذه ، مدى نشاط هذان الإنزيمان ، وهما يعتمدان أساسا على ظروف الخلية الحية . لأن التفاعل الأول فيه محافظة على الطاقة ، بينما التفاعل الثانى فيه فقد كبير فى الطاقة ، ولتشابه تفاعلاته بتفاعلات التحليل المائى ، بعكس الأول فهو تحليل فوسفورى Phosphorylation .

ويتدخل المركب AMP 3,5 Cyclic ، ذو التأثير الهرمونى ، لتحديد تلك العلاقة بميكانيكية Catachinamine كما هو موضح :



ثانياً : التأثير على النشاط الانزيمى نفسه عند ثبات كميّة الانزيم

Modulation of enzyme activity at constant enzyme content

أ- التأثير على النشاط الانزيمى بواسطة العوامل البيئية :

و هى عوامل قد تؤثر على تحفيز أو تثبيط سرعة التفاعل ؛ وأهمها :

١- درجة الحرارة . ٢- رقم الـــ PH .

٣- تركيز الكاتيونات خلاف الهيدروجين .

٤ – جهد الأكسدة والاختزال . وقد سبق مناقشتها .

ب- تنظيم النشاط الانزيمى من خلال التحكم فى تركيز مادة التفاعل الأم أو ناتج التفاعل

من المعروف أن تركيز مادة التفاعل الأم فى الخلية الحية لا يصل أبـــداً إلـــى الحد الذى تكون فيه جميع الإنزيمات مشبعة ؛ أى أن أى تفاعل إنزيمى لا يصل أبـــدا

إلى سرعة التفاعل العظمى . ومعنى ذلك ، أن أى تغير في تركيز مادة التفاعل الأم سوف يؤثر بالضرورة على سرعة التفاعل . وقد تسبب زيادة تركيز مادة التفاعل الأم زيادة كبيرة ، فى بعض الأحيان ، تأثيراً مثبطاً لسرعة التفاعل . كما يمكن أن يكون لتركيز نواتج التفاعل تأثيراً مثبطا أو مشجعا على سرعة التفاعل .

جـ - التأثير على النشاط الانزيمى من خلال التأثير على تفاعلات حيوية معينة

Allosteric control of the enzyme activity (Allosteric enzyme Regulation)

وتعرف بالإنزيمات المنظمة ، أو التى تؤثر على تفاعلات حيوية بعيدة عنها ، وليست ذات علاقة . فقد سبق القول أن معادلة ميكاليس تفترض أن كل جزئ إنزيمي يتفاعل مع جزئ واحد من مادة التفاعل الأم ولذلك تظهر العلاقة بين $\frac{1}{S}$ ، $\frac{1}{V}$ كعلاقة خط مستقيم . ويختلف الواقع عن ذلك . فبعض الإنزيمات تؤثر على تفاعلات جانبيه معينة ، غير ذات علاقة ، وعلى ذلك ، فالعلاقة بين V ، S تظهر علاقة منحنى **Sigmoid** فى حالة وجود المؤثر . وهذا يدل على أن تأثير مادة التفاعل الأم S ، يسبق تأثير التركيز (V) . وتدل النتائج التى استخدم فيها إنزيم الفوسفوريليز ، أن العلاقة بين $\frac{1}{V}$ ، $(\frac{1}{S})^2$ علاقة خط مستقيم ، مما يؤكد أن الجزئ الواحد من إنزيم الفوسفوريليز ، فى وجود القرين ATP ، يتفاعل مع جزيئين من الجلوكوز . ويتوقف ذلك على كفاءة أو قدرة تنظيم الإنزيم .

و يطلق على المركبات ، أو نواتج التمثيل والتحول الغذائى ، التى لها تأثيراً منظما على الإنزيمات إسم المؤثرات effectors أو المنظمات Modulators . ويمكن لهذه المركبات أن تؤثر على سعة affinity الإنزيم . فإذا أثرت عليها بالزيادة أطلق عليها المؤثرات الإيجابية Positive effectors ، و إذا أثرت عليها بالنقص ، عرفت بالمؤثرات السالبة negative effectors . وبالرغم من ذلك ، فإنها لا تؤثر على سرعة التفاعل العظمى .

ويعتمد تفسير هذه الظاهرة على خاصية المرونة Flexibility . وهى خاصية شائعة للجزيئات الإنزيمية . حيث يُفترض أن الجزئ الإنزيمى يحتوى على

مركزى ارتباط * أحدهما مركز الإرتباط النشط ، والذى يرتبط عليه مادة التفاعل الأم ، ويطلق على هذا المركز بالموقع النشط active center . * ومركز الإرتباط الثانى ويطلق عليه المركز البديل allosteric centre حيث يرتبط عليه المادة المؤثرة effector أو المنظمة ، بحيث تؤثر على قابلية الجزئ الإنزيمى للإرتباط مع مادة التفاعل الأم بالسالب disagreement ، أو بالموجب . وهذا التأثير تأثير عكسى Feed back ، يزول بزوال السبب . ولذلك يطلق على مثل هذا التغير ، التحول البديل allosteric transition .

وقد ثبت أن الإنزيمات التى تظهر هذه الخاصية تتكون من أكثر من وحدة متشابهة ، يطلق على كل وحدة منها pretomers . و تحتوى كل وحدة على مركز نشط وآخر بديل allosteric . وحسب هذه النظرية ، فإن إرتباط أى مركز بديل allosteric خاص بإحدى الوحدات المكونة للانزيم المتبلمر ، أو المرتبط ، مع جزئ مؤثر ، يمكن أن يؤثر ذلك على المعقد التركيبى (البوليمير) كله من حيث مراكزه النشطة ، فارتباط المؤثرات الحيوية بالمراكز البديلة allosteric centers يؤثر على مراكز الإرتباط المجاورة ، كما يؤثر فى توزيعها وتركيبها الفراغى . ويختلف تأثير هذا التنافس البديل allosteric effect تماما عن التنافس الناشئ عن المؤثرات الأخرى التى يتشابه تركيبها الفراغى مع التركيب الفراغى لمادة التفاعل الأم ، والمعروف بالتثبيط التنافسى Campetetive ihibition (Isosteric effect) . فالتثبيط التنافسي Competetive inhibition لا يكون التركيب الفراغى للمؤثر فيه متشابها مع مادة التفاعل الأم . أما التأثير الغير تنافسى . فهو يعطى لنا المجال لتفهم تأثير ناتج التفاعل end product ، ويزول بزوال المؤثر . ولذا يطلق عليه Feed back ، وله أهمية كبيرة فى تنظيم التفاعلات الحيوية ولتوضيح كيفية تنظيم مثل هذه الإنزيمات ذات المراكز البديلة llosteric enzyme regulation ، **سنضرب لذلك الأمثلة الآتية :**

1- Phosphorylase –b Enzyme

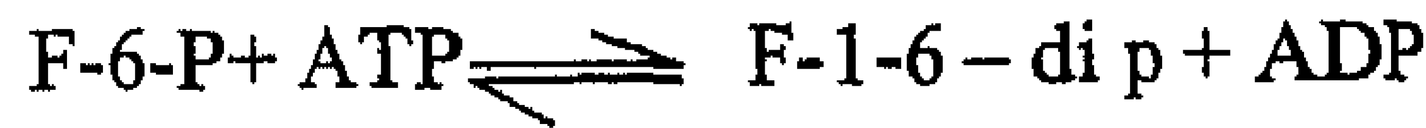
سبق أن ذكرنا أن التحول من إنزيم phosphorylase–b إلى phosphorylase a والعكس ، والتى تتم خلال عمليات التكاثف والهدم

aggregation and disaggregation ، هى وسيلة من وسائل التحكم فى نشاط إنزيم الفوسفوريليز . وهناك عامل آخر يمكن به التحكم فى نشاط الانزيم ، وهى الطريقة التى نحن بصددها الآن . فقد وجد – مثلاً – أن كل من المركبين AMP ، G-1-P يعتبرات مؤثرات موجبة بديلة Positive allosteric effector لإنزيم الفوسفوريليز – b . وهاذان المركبان لا يشتركان فى تفاعل الفسفرة phosphorylation ، ولا يعملان ، أو يقومان ، بعمل الإنزيم المساعد . ولكن ينحصر دورهما فقط فى تنشيط الانزيم وتحفيزه .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن كلا المركبان (ATP و G-6-P) يعتبران مؤثرات سالبة بديلة negative allosteric effector ، حيث يعملان على تثبيط نشاط انزيم الفسفوريلز – b . وعلى العكس من ذلك ، لا يتأثر إنزيم الفوسفوريلز – a ، مطلقا ، بأى من المركبين ATP ، AMP . فقد وجد أنهما (AMP و G-1-P) يستطيعان ان يوقفا التأثير المثبط للمركبين G-6-P و ATP . ويدلل ذلك على تنافس المركبات AMP و ATP و G-1-P و G-6-P جميعها على مراكز واحدة أو متشابهة . أى أن التأثير المثبط نفسه تنافسى Competitive ، وأن نقص محتوى الطاقة يحفز أو يدفع الخلية دفعا إلى تخليقها .

2- Phospho fructo kinase Enzyme :

يعمل هذا الإنزيم كعامل مساعد محفز فى تفاعلات التحلل الجلوكوزى glycolysis ؛ حسب التفاعل :



$$F\text{-}6\text{-}P + ATP \rightleftharpoons F\text{-}1\text{-}6 - di\ p + ADP$$

ويتم خلال هذا التفاعل تكوين الجزيئات الحاملة للطاقة .

من ذلك ، يتبين أن زيادة تركيز مادة التفاعل (ATP) تعمل على تثبيط التفاعل . ويطلق على هذا التثبيط تثبيط مادة التفاعل substrate inhibition . أى أن جزئ القرين ، ATP يعمل كعامل منظم ، بسبب تثبيطه لتفاعلات التحلل الجلوكوزى . أى أنه كذلك ذو ميكانيكية رجعية Feed back mechanism أو بمعنى آخر ، مؤثر سلبى negative effector على سير التفاعل .

من ناحية أخرى ، تعمل السترات ، أيضا ، كمؤثر سلبى negative effector لتفاعلات هذا الانزيم ، بالرغم من البعد النسبى لها فى عمليات التمثيل الحيوى عن مركب الفركتوز -٦- فوسفات (F -6-P) ، أى أنها تعمل ، أيضا ، على تنظيم تفاعلات التحلل الجلوكوزى ، بخفض معدلها ، وتحفيز إنسياب الكربوهيدرات إلى دورة الأحماض ثلاثية الكبوكسيل ، وعلى العكس من ذلك ، فإنها تعمل على تنشيط عمليات التمثيل الحيوى للدهون وتحولاته ، نظرا لمساعدتها فى إستيعاب خلات القرين الإنزيمى A(Acetyl CoA). وقد وجد أن كل من المركب الفوسفاتى ATP ، والسترات Citrate ، المسببان للتأثيرات السلبية لتفاعلات التحلل الجلوكوزى ، لهما مركزى إرتباط خاص على الإنزيم .

وهناك بعض المركبات التى تستطيع أن تؤثر على مدى فاعلية المركب الفوسفاتى ATP وحمض الستريك Citrice acid ، وذلك مثل ADP ، AMP ، Pi ، وناتج التفاعل F-1.6,di-p . حيث تؤثر هذه المركبات تأثيرا موجباً على سير التفاعل ، أى أنها عملية تنظيم إستهلاك الطاقة فى الخلية الحية .

3- Fructose 1,6 – diphosphatase Enzyme

وهو إنزيم التفاعل العكسى لتفاعلات التحلل الجلوكوزى ، حيث يقوم بالتحليل المائى لمركب فركتوز -1-6 ثنائى الفوسفات حسب :



$$\text{F-1, 6 di- p} + H_2O \longrightarrow \text{F-6-p} + \text{Pi}$$

وترجع أهمية هذا التفاعل إلى تحديد مسار عملية التحول الغذائى للكربوهيدات ، بالاشتراك مع التفاعل السابق ذكره . فهل يسير المسار فى إتجاه تفاعلات تكوين حمض البيروفيك ومنه لدورة كربس ؟ أم يتغير خط سير المسار فى إتجاه تفاعلات التخمر ؟ أو إلى مسار تخليق الدهون ؟ أو لبناء البروتينات أم لتكوين الجلوكوز ؟ ومنه للسكريات العديدة ؛ كالنشا والسليلوز ، أو إلى مركبات ثانوية أو غيرها ؟ تلك هى أهميته ، وهى أهمية بالغة التعقيد والتنظيم فى نفس الوقت ، وتتم حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية .

فقد وجد – مثلاً – أن التركيز المرتفع منAMP و F.,1,6-di-p يثبطان من نشاط هذا الإنزيم . فى حين يحفزان ، و يشجعان ، من تأثير الانزيم السابق ، أى أن نظام الأدنين Adenitic acid system يعمل كصمام حساس لتفاعلات التحول الغذائى fine metabolism valve . حيث أنه يحدد، لحد كبير ، سير تفاعلات تحولات الكربوهيدرات و الطاقة وتمثيلها .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن انزيم البابين Papain ، الذى يحفز فصل بعض السلاسل الببتيدية من جزئ البروتين ، يمكنه أن يوقف نهائيا التأثير المثبط للمركب الفوسفاتى AMP . مما يدل على أن مركز إرتباط المركب الفوسفاتى AMP قد فصل عن الانزيم . وهذه الظاهرة تدل على أن بعض الإنزيمات ، مثل هذا الانزيم ، يمكنها أن تفقد جزء من سلسلتها الببتيدية ، دون أن يؤثر ذلك على فاعلية الإنزيم أو على مركزه النشط .

و هناك نوع آخر من طرق تنظيم الفعل الإنزيمى ، ناتجا عن تأثير نواتج التفاعل على الفعل الانزيمى . ولذلك يمكن ان يطلق على مثل هذا التنظيم ، نواتج التفاعل end product inhibition ، وهو تنظيم ذاتى Self Regulation ينتشر فى عمليات تخليق الأحماض الأمينية وتحولاتها . ويعنى هذا التنظيم الذاتى ، وجود إنزيم ما ، يبدأ تفاعل ما ، كخطوة أولى ، لسلسلة من التفاعلات المتتالية ، حتى تصل إلى ناتج التفاعل النهائى . ويؤثر هذا الناتج على نشاط الانزيم الأصلى ، الذى بدأ التفاعل به المركز البديل allosteric center تأثيرا سلبيا إذا زاد تركيزه . فالتفاعل إذن ، ينظم نفسه ، طبقا لمستوى تركيز ناتج التفاعل النهائى .

ومن أمثلة إنزيمات التنظيم الذاتى ما يلى :

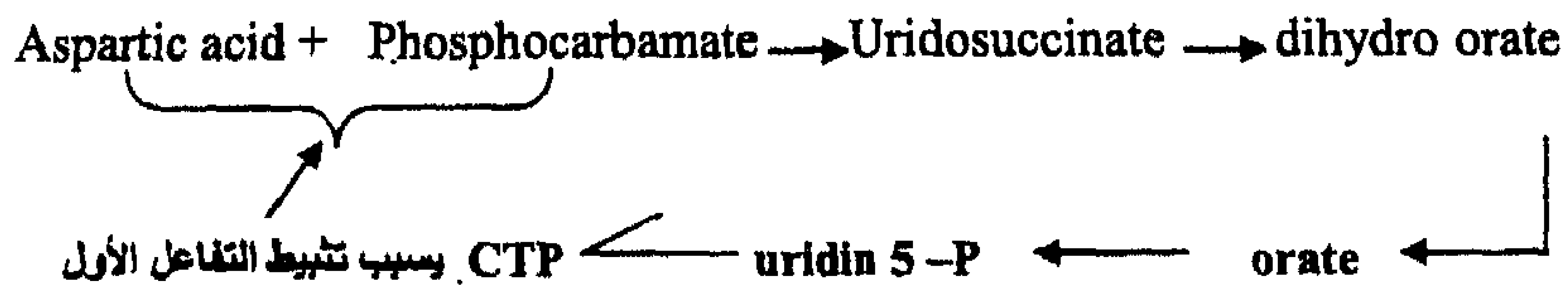
1- Thereonin disaminase

يساعد هذا الانزيم (وزنه الجزيئى 126.000) فى تحفيز التفاعل الأول ، فى سلسلة تفاعلات متتالية ، تؤدى إلى تخليق الحمض الأمينى أيزوليوسين Isoleucin . ويعمل ناتج التفاعل ، عند زيادة تركيزه ، كعامل مثبط لهذا التفاعل الأول .

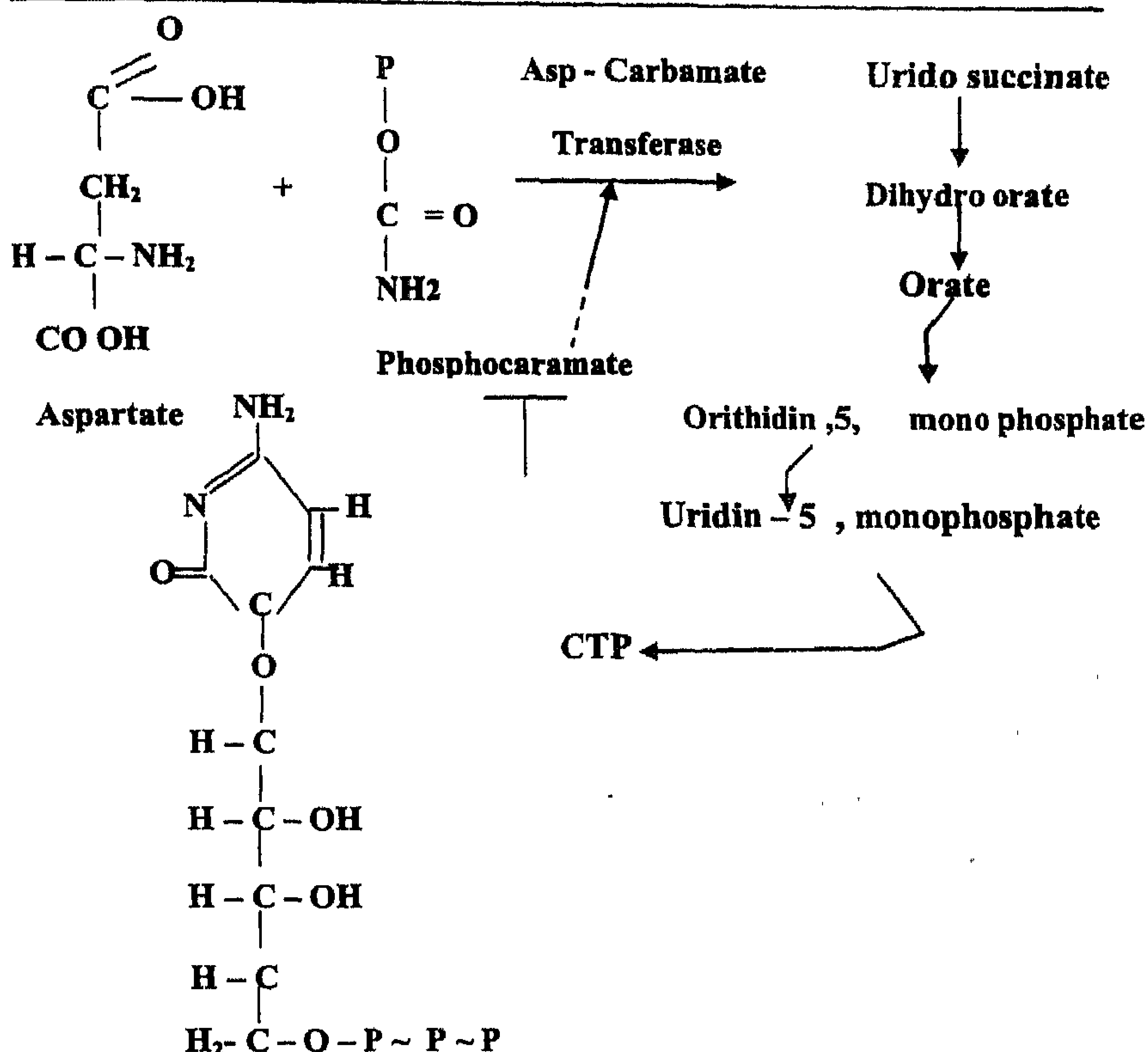
2- Aspartate karbamyl transferase (96.000.30.000)

هذا الانزيم (ووزنه الجزيئى 96.00.30.000) يحفز التفاعـل الأول مـن سلسلة تفاعلات التمثيل الحيوى لليوريـدين Uridin و Pyrimidins و Cytidin ، وهى مركبات هامة تمثل حجر الأساس فى بناء الأحماض النووية ، وفى نفس الوقـت هى مركبات لها تأثير مثبط على خطوة التفاعل الأولى مـن خـلال التـأثير البـديل allosteric effect .

وهذا الانزيم – أيضا – كما هـو الحـال فـى إنـزيم الفوسـفاتيز F-1-6-diphosphatase أمكن التأثير عليه بمؤثرات طبيعية وكيميائية ، لشطره إلى جزئين : الأول ، وله وزن جزيئى 96.000 ، ويحمل الخواص الإنزيميـة التفاعليـة للإنـزيم الأصلى ، إلا أنه غير حساس للمثبطات . والجزئ الآخر ، له وزن جزيئي 30.000 ، وبه توجد مراكز الإرتباط بالمواد المثبطة . ولكن تأثيره الإنزيمى منعدم ، وهـذا مـا يسمى وحدات هـدم وتنظـيم الإنـزيم Catalytic and regulatory units of the enzyme .



وينتج تثبيط نواتج التفاعل end product inhibition بصفة أساسية ، نتيجة تغيير فى التحول الإنزيمى Configuration نظراً لوجود أكثر من مركز إرتباط واحد .



ثالثاً : التنافس بين الإنزيمات على مادة تفاعل أم واحدة وعدم التوزيـــع المتجـــانس لأطراف التفاعل :

تمثل دورات ومسارات التحول الغذائى المختلفة ، داخل الخلية الحيـــة ، صـــورة شبكة متصلة من التشعبات والسلاسل الحيوية المختلفة ، ويحدد سير تفاعـــل تنافســـى معين فى أحد إتجاهاتها عامل أو أكثر من العوامل التالية :

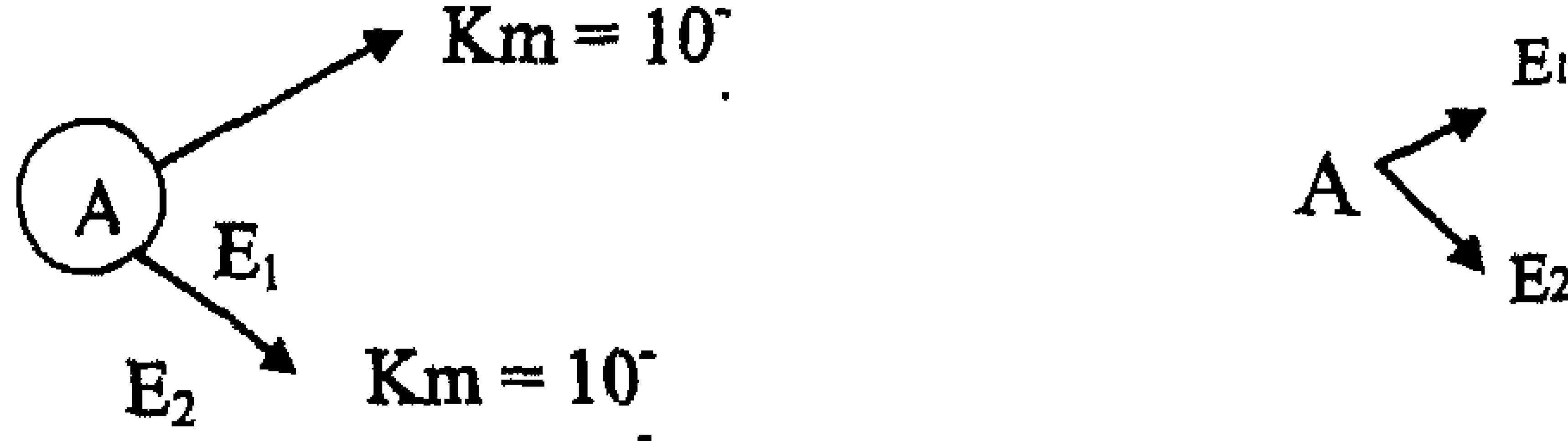
١- تركيز كل من الإنزيمين الخاصين بالتفاعلين الممكنين .

٢- ثابت التفاعل Km لكل من الإنزيمين ودرجة تآلفهما affinity .

٣- تركيز المادة المتفاعلة الأم نفسها .

ولتوضيح ذلك ، نفترض وجود إنزيمين E_1 ، E_2 يقومان بتفاعلين مختلفين ، على مادة أم واحـــدة A . ولهما نفس سرعة التفاعل العظمـــى V . إلا أن الأول لـــه ثابـــت

إتزان $km = 10^{-4}$ والثانى له ثابت إتزان $km=10^{-3}$ فما هى نسبة سير التفاعلين ؟
إذا كان تركيز مادة التفاعل الأم 10^{-5}M أو 10^{-2} M.



وبتطبيق معادلة ميكاليس فى حالة ما إذا كانت درجة تركيز مادة التفاعل الأم 10^{-5} (A) يكون

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V} + \frac{1}{S} x \frac{Km}{V}$$

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V} + \frac{1}{10^{-5}} x \frac{10^{-4}}{V}$$

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V} (1 + \frac{10^{-4}}{10^{-5}})$$

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V} (1+10)$$

$$U = \frac{V}{11} \qquad \text{..............................(1)}$$

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V} + \frac{1}{10^{-5}} x \frac{10^{-3}}{V}$$

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V} (1 + \frac{10^{-3}}{10^{-5}})$$

$$U = \frac{V}{101} \quad \frac{10^{-5}}{V} \qquad \text{........................(2)}$$

ومعنى ذلك أن التفاعل الثانى يسير بمعدل أسرع من التفاعل الأول وبنسبة ١ : ١٠ تقريبا .

وفى حالة ما إذا كانت درجة تركيز مادة التفاعل الأم 10^{-2} يكون :

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V} (1 + \frac{10^{-4}}{10^{-2}})$$

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V}\ (1 + 10^{-2})$$

$$U = \frac{V}{1.01} \qquad \text{........................(1)}$$

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V}\left(1 + \frac{10^{-3}}{10^{-2}}\right)$$

$$\frac{1}{U} = \frac{1}{V}\ (1 + 10^{-1})$$

$$U = \frac{V}{1.1}$$

ومعنى ذلك ، أن التفاعل الأول يسير بمعدل متساوى مع التفاعل الثانى ، بنسبة١ : ١ .

من ذلك ، يتضح تغيير سير التفاعل فى أى إتجاه يحدده ثابت التفاعل أو درجة تـآلف affinity (Km) الإنزيم ، أو درجة تركيز مادة التفاعل الأم . ومن المعـروف أن هناك عوامل كثيرة يمكنها التأثير على ثابت التفاعل ودرجة تـآلف (km) affinity الإنزيم ، ومن ثم يمكن أن نستنتج وجود أكثر من عامل يحدد مسار التفاعل عند نقـط التفرع .

كمـا أن هنـاك انعـزال مكـانى طبقـا لنظريـة الإنعـزالات المكانيـة Compartmentation للنظم الانزيمية المختلفة ، داخل الخلية الحية ، وهو يـؤدى إلى التوزيع الغير متجانس للإنزيمات بين العضيات داخل الخلية الحية . فقـد تكـون الإنزيمات ، مثلا ، مرتبطة بتركيب بنائى معين لأحد مكونات الخلية ، أو قـد تكـون مرتبطة مع بعضها ، بروابط ضعيفة ، لكى تسهل ، أو تحفز ، تفاعل معين ، أو قـد تكون محاطة بنظام غشائى ، يضمن إلتحام الإنزيم مع بعض مواد التفاعل الأم ، كمـا هو الحال فى عضيات الميتوكوندريا . ويحدد ذلك مـدى التنظـيم الجزئـي لهـذه الانزيمات ، ودرجة التعقد التركيبى .

فلو كانت مادة التفاعل الأم ، وما يليها من مركبات وسطية ، غير قادرة على الإنفصال عن هذا التنظيم الإنزيمى ، فإن حركة المجموعة الإنزيمية تكـون كحركـة

الإنزيم المنفصل . ويتحدد نشاطها حسب درجة تركيز مادة التفاعل الأم ، وسرعة الإنزيم الأبطأ .

وقد تتحكم خواص نفاذية الأغشية شبه المنفذة ، التى تتكون داخل التركيبات والعضيات الخلوية فى خلايا الكائنات الراقية ، والمسببة للفصل المكانى للنظم الإنزيمية (نظرية **Compartmentation**) إلى حد كبير فى سير تفاعل مادة أم معينة ، أو لنواتج تفاعل خاصة . وبذلك تحدد كفاءة سلسلة تفاعلية إنزيمية معينة . وبالطبع فإن طبيعة هذه الأغشية مختلفة تماما عن بعضها البعض .ويؤكد ذلك الإنعزال المكانى للإنزيمات ، كما ذكرنا ، داخل الخلية الواحدة . ومع ذلك فإنها تتفق فى كونها أغشية مزدوجة ، مكونة كيماويا من الفوسفوليبيدات والبروتينات بنسبة ٥٠% ، لكل منهما . ويحدد نوع البروتين هذه الطبيعة الفيزيقية المغايرة ، و هى تتحكم بذلك فى إتساع الفتحات المقابلة للمرور ، أمام الأيونات اللازمة لإستمرار الحياة فيها.

وعلى ذلك ، يمكن أن نقول أن العوامل التى تؤثر على نفاذية هذه الأغشية ، يمكن أن تتحكم ، بطريق غير مباشر ، فى عمليات التخليق الحيوى للخلية ، وتحولاتها الغذائية . ولما كانت الأغشية الخلوية ذات إنفاذ إختيارى ، فإن المواد المؤثرة أو المتحكمة أو المنظمة سوف تبقى حبيسة فى نطاق تفاعلى معين ، وقد أدى ذلك إلى ظهور التخصصية النسبية فى العضيات الخلوية ، فالبلاستيدة تختص – غالبا – بتخليق الكربوهيدرات ، والإسفيروزومات تختص ببناء الدهون ، والريبوسومات تختص بتخليق البروتين ، ولو أن ٨٠ % من وزنها الجاف عبارة عن بروتين . والمتيوكوندريات تختص بتفاعلات التمثيل والتحول الغذائى للطاقة ، ولو أن محتوياتها تشبه ، إلى حد كبير ، محتويات النواة ، إلا أنها تحتوى على نسبة عالية من أيونات البوتاسيوم والصوديوم ، وبذلك تختلف أوساط التفاعل فى كل عضى أو مكان انعزالى عن الآخر. وهو نوع من أنواع التحكم فى النشاط الانزيمى compartement وتنظيمه .

أما انزيم الفوسفوريلز ، فإنه يحفز كسر الرابطة C-O ويكون معقد glycosyl – E-Complex ، ولذا يوصف بأنه إنزيم ناقل للجلوكوز

Transglycosylase . ومما يؤيد كون انزيم الفوسفوريلز Phosphorylase إنـــزيم ناقل لمجموعة الفوسفات Transphosphorylase إمكان منحه مجموعـــة الفوســـفات لأى قابل عضوى ، بدلا عن التحليـــل المـــائى للمركـــب الوســـطى – Phosphoryl enzyme- complex . فيمكن ، مثلا ، أن يستقبل الكحول مجموعة الفوسفات مـــن المركب الوسطى مكونا glycerol – Phosphate .

وعلى ذلك ، يمكن تفهم لماذا يستطيع انزيم معين أن يعمل كعامل مســـاعد ، لعدة تفاعلات إنزيمية حيث أن المركب الوسطى ، وهو معقد الإنزيم – مـــادة التفاعـــل Enzyme-Substrate complex يمكن أن يتفاعل مع مواد مختلفة . كما أمكن ، عن طريق إستخدام النظائر المشعة (*) ، معرفة مسار الإنزيم ، ومادة تفاعلـــه ، بصـــفة يقينية . و مثال ذلك الإنزيم يعمـــل علـــى السكســـينات المشـــعة succinyl-co-A ، كمركب ناقل ، حسب المعادلة :



Succinyl Co A+succinate* ⇌ succinyl* –CoA + succinate

و يمكن الجزم من ذلك ، بأن الإنزيم يكـــوّن معقد الإنـــزيم مـــادة التفاعـــل Enzyme- CoA –Complex ، والذى يتفاعل عكسيا مع السكسينات المشعة . ولذلك يمكن أن يطلق على مثل هذا الإنزيم ، الإنزيم الناقل CoA transferase .

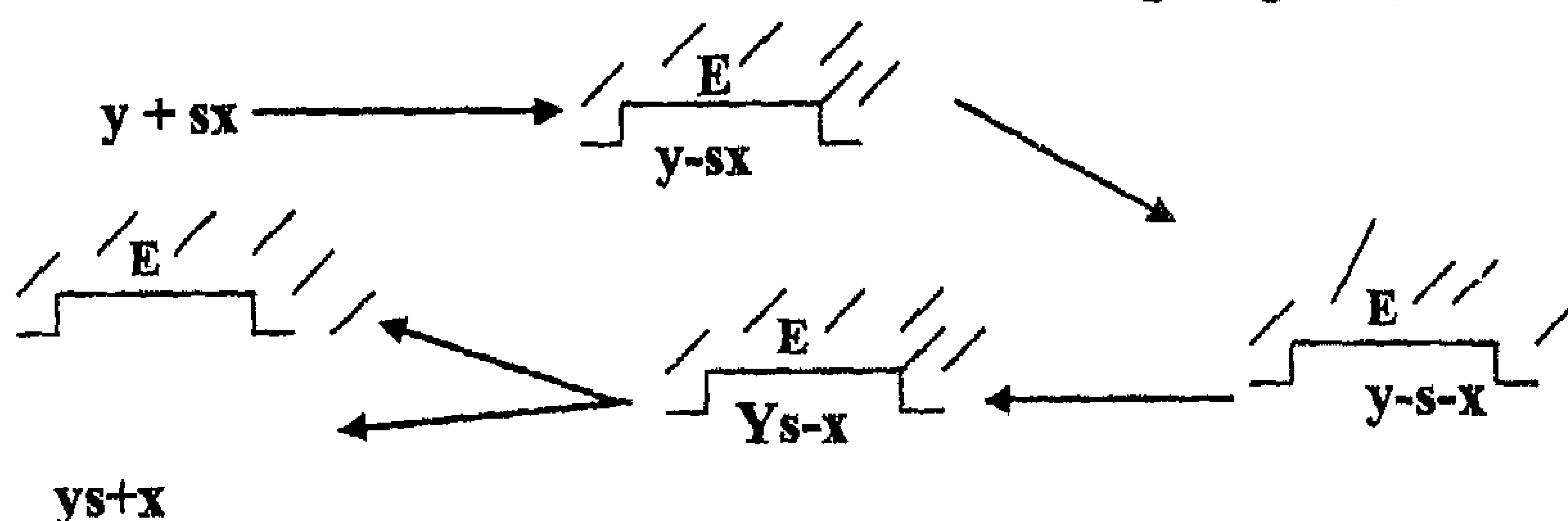
وقد وضع Rapoport (1966) م تصوراً لميكانيكية الفعل الانزيمى فى هذه الحالة ، بنيت هذه الآلية على أساس كيميائى عضوى نظرى ، حيث إفتـــرض وجـــود مركب ما وليكن sx يتفاعل مع المادة y لتكوين المادة y-s + x حسب المعادلة : –



Y + sx ⇌ x + ys

وعليه ، فلابد وأن يتكون مركب مرحلى ، بين نقطة بدء التفاعـــل ونهايتـــه ، يمكن كتابته مجازا على النحو التالى x...... s...... y . وعادة يحـــل substituent المركب y على الجزئ s ، فى مكان ربط ، مقابل لمكان ربط x. مما يوضح ظـــاهرة تغير التركيب الفراغى للمركب s عند إرتباطه بالمركب y .

و جميع المؤثرات التى تضعف الرابطة sx تزيد من إحتمال الـربط s-y ، وتمتص بالتالى طاقة التنشيط اللازمة لإتمام الربط s-y . . . وهذا التصور ينسجم لحد كبير مع نظرية Koshland (1965) . حيث أن مجرد الربط بين المتفاعلات على مناطق النشاط ، فى الإنزيم يساعد على إتمام التفاعل ، ويمكن تبسيط ذلك فى التفاعل التوضيحى التالى :



مثبطات الفعل الإنزيمى وأثرها فى تنظيم النشاط الإنزيمى

يحتوى الانزيم على مراكز نشطة ، أخرى بديلة ، يمكن أن ترتبط مع مواد ذات أهمية فسيولوجية خاصة ، خلاف مادة التفاعل الأم ، مسببا فى ذلك نوع من أنواع التثبيط ، أو التنظيم ، للتفاعلات الإنزيمية ، بحيث يكون هذا التثبيط إختيارياً أو إنتقائياً selective .

ومثل هذه المركبات يكون عملها الأساسى هو تنظيم التفاعلات الانزيمية داخل الخلية الحية ، حسبما تقتضيه ظروفها ، وأهم صور التثبيط الجزئى والكلى هذه هى:

١ - " التثبيط التنافسى" **Competative Inhibition**

وهو عبارة عن تنافس بين المادة المثبطة (I) والمادة المتفاعلة (S) على المراكز النشطة فى الانزيم (E) لتشابه التركيبات الفراغية لهما . ويمكن التعبير عن الأثر المثبط بمعادلة ميكاليس كالآتى :



$$E + I \underset{K_{-1}}{\overset{K_1}{\rightleftharpoons}} EI$$

و من الملاحظ أن التثبيط التنافسى يتم إذا كانت المادة المثبطة لها تركيب فراغى يشابه تركيب مادة التفاعل الأم . وفى هذه الحالة ، يتكون معقد الانزيم والمثبط -Enzyme

inhibitor complex ، بالإضـافة إلى معقد الانزيم ومادة التفاعــل الأم – enzyme substrate complex ، ويتبع معقد الانزيم والمثبط فى تكوينه قانون فعل الكتلة .

و من المعادلة يكون :

$$\frac{[E][I]}{[EI]} = k_1$$

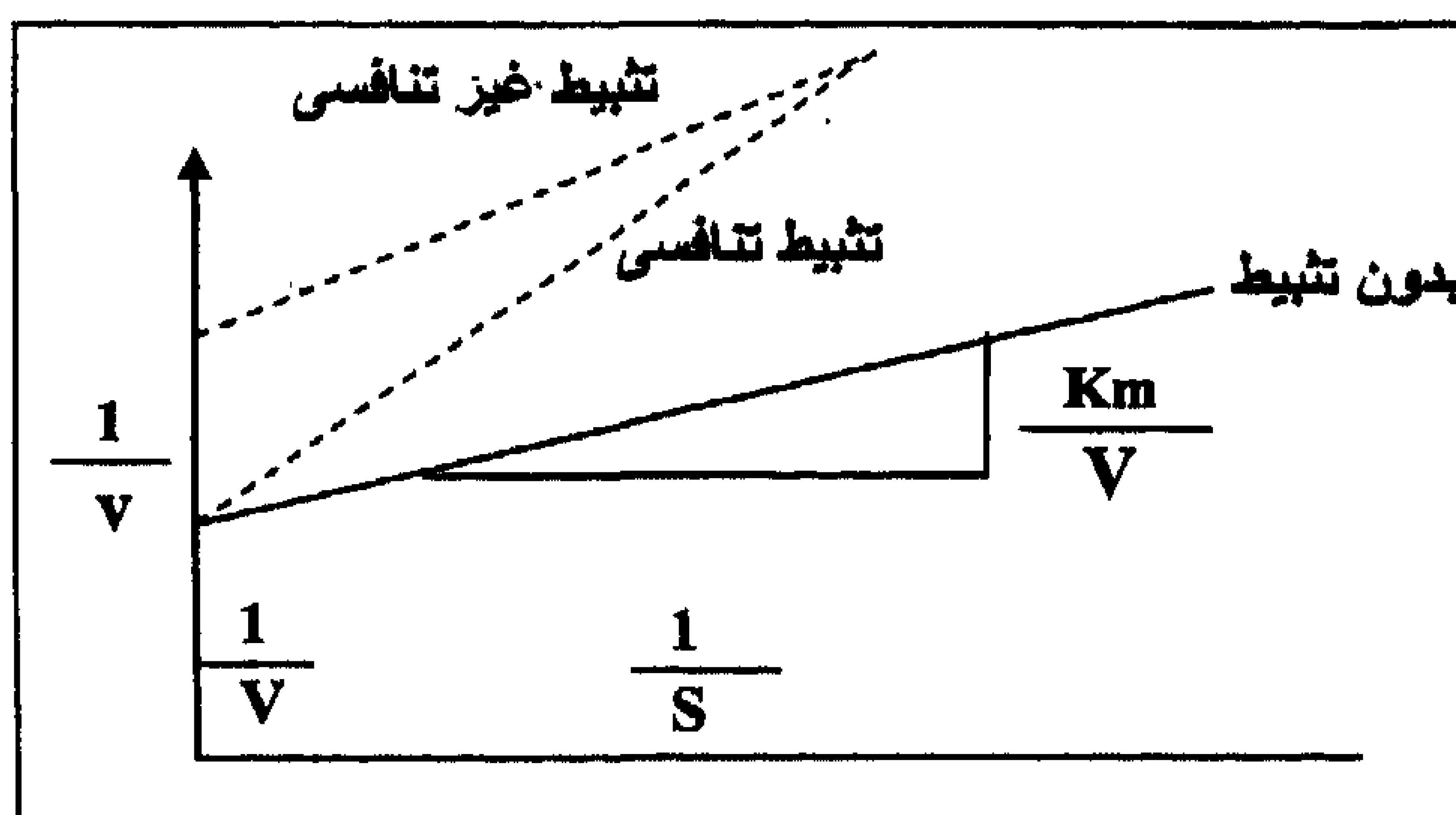
وبما أن :

$$E = [\, Et - E_I]$$

أى يكون :

$$\frac{[\,Et\text{-}EI]\,[\,I\,]}{(EI)} = K_1$$

حيث K_1 ثابت ، يمثل المركب المعقد بين الإنزيم والمثبط (وهو ما يعبّر عنــه بثابــت المثبط) . وعند الأخذ فى الاعتبار هذا التفاعل فى حسابات معادلــة ميكــاليس حســب العلاقة الموضحة بالشكل :



$$\frac{1}{u} = \frac{1}{V} + \frac{1}{s} \cdot \frac{Km}{V}$$

فإنه يمكن الحصول على المعادلة النهائية

$$\frac{1}{u} = \frac{1}{V} + \frac{1}{s} \cdot \frac{Km}{V} \cdot \left(1 + \frac{I}{K_1}\right)$$

وفى هذه الحالة نجد أن :

١- نقطة تقاطع منحنى الخط المستقيم ، الذى يعبر عن العلاقة بين $\frac{1}{V}$ و $\frac{1}{s}$ لم يتغير .

٢- تغيّر ميل المنحنى $\frac{Km}{V}$ وأصبح $\frac{Km}{V}\left(1+\frac{I}{K1}\right)$

وعلى ذلك فإن :

١- قيمة km تزداد كلما زادت قيمة المثبط [I] . أى أن قابلية الانزيم affinity للتفاعل مع مادة التفاعل الأم تقل ، بزيادة تركيز المثبط [I] وهذا منطقى .

٢- سرعة التفاعل العظمى عند التركيز اللانهائى من s لا تتغير ؛ حيث تعمل مادة التفاعل الأم ، عند تركيزاتها المرتفعة ، على طرد المادة المثبطة ، من على المراكز النشطة للانزيم .

ومن الأمثلة المعروفة على تأثير التثبيط التنافسى ، هو تثبيط المالونيت لعمليات نزع الماء وإضافته dehydration من وإلى السكسينات .

٢- التثبيط الغير تنافسى Incompetitive inhibition

وهو يتم عن طريق التأثير المباشر للمثبط على التركيب الفراغى للانزيم ، أو على مركز نشاطه مقللا بذلك عدد جزيئات الإنزيمات التى تدخل فى التفاعل . وعليه يقل التركيز النشط للإنزيم . ويمكن أن يتم ذلك ، مثلاً ، بأكسدة أو اختزال، أو ارتباط مجموعة سلفوهيدريل SH - لتكوين مركب معقد ثابت ، أو تكوين رابطة قوية ثابتة مع أحد مراكز نشاط الانزيم .

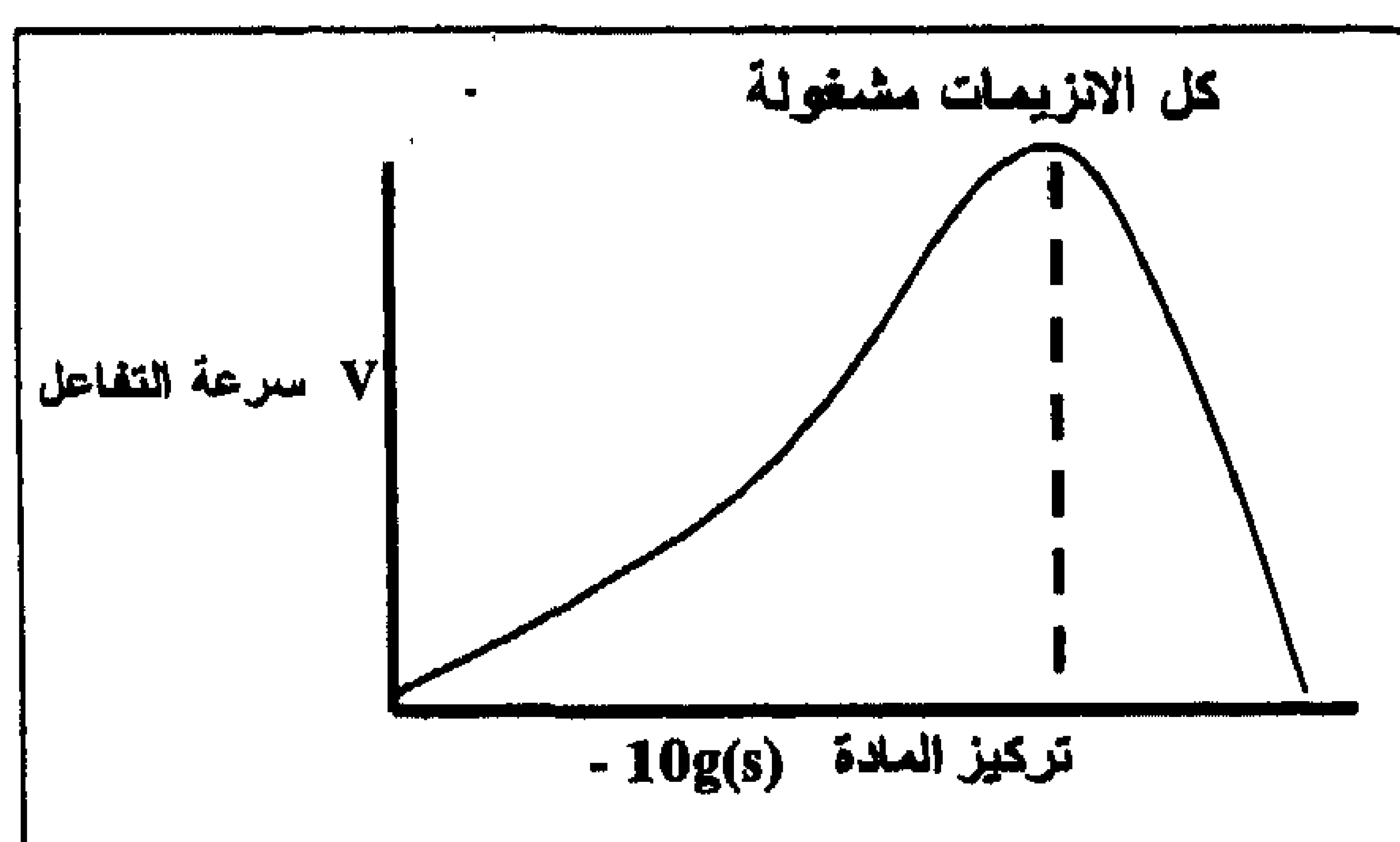
وعلى ذلك فإن : سرعة التفاعل تتوقف على كمية الانزيم المتبقى وفى هذه الحالة تقل سرعة التفاعل العظمى . أما قابلية الإنزيم للتفاعل مع مادة التفاعل الأم affinity فتظل ثابتة . ويظهر ذلك على منحنى ميكاليس بخط مستقيم ، يوازى الخط المستقيم للإنزيم دون تثبيط ، ولكنه يقع أعلى منه .

٣- Acompetitive inhibition :

والتثبيط هنا لا يتأتى نتيجة تشابه التركيب الفراغى للمادة المثبطة مع التركيب الفراغى للمادة الأم ، ولا يتأتى كذلك نتيجة الإرتباط مع مراكز النشاط . ولكن التثبيط هنا يتأتى نتيجة مهاجمة معقد الانزيم – مادة التفاعل الأم ، بفعل المواد المثبطة . وبالتالى تعرقل سير التفاعل الإنزيمى دون التأثير على الانزيم الحر .

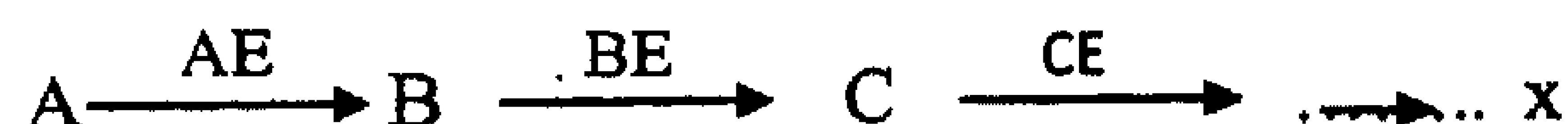
٤- تثبيط مادة التفاعل Substrate inhibition

وفى هذه الحالة يكون للتركيز المرتفع جدا من مادة التفاعل الأم ، تأثير مثبط على سير التفاعل الإنزيمى . حيث أنه من المعتقد تكوين مركب معقد بين المركب الوسطى ومادة التفاعل الأم . ولو أن حساسية الإنزيم لتركيز مادة التفاعل الأم يختلف . ويبين الشكل التالى تأثير تركيز مادة التفاعل الأم وإنزيم Acetyl cholin esterase . ويبين الشكل أن للإنزيم كفاءة تفاعلية عظمى غير مرتبطة بقانون ميكاليس .



٥ – تثبيط نواتج التفاعل Any product inhibition

بفرض أن المادة (A) تمر بعده مراحل تفاعلية مع الانزيم لتعطى المادة X ،



فإنه يتحتم لإستمرار التفاعل فى الإتجاه الموضح ، إزالة نواتج التفاعل بإستمرار . أما إذا زادت درجة تركيز مثل هذه المواد دون سحبها أو إستهلاكها ، فإن ذلك يؤدى إلى

التأثير السلبى على إتجاه التفاعل الإنزيمى . ولا يخضع هذا التأثير لقوانين الديناميكا الحرارية ، لعدم تساوى تركيزات بعض المركبات الوسيطة B و C مثلا . وعلى ذلك ، فإن زيادة تركيز الناتج X يؤثر تأثيرا عكسيا على سير التفاعل ، فى اتجاه تكـون مركبات أخرى ، يحكمها التنظيم الدقيق للتفاعلات الحيوية ، داخل الخلية ، رغم أنه لا يشترك فى التفاعل الأول ، ولا ينتج عنه مباشرة .

فالمركب النهائى – عادة – يكون مختلفاً إختلافا كبيرا ، من ناحية التركيب والبناء الفراغى ، عن مادة التفاعل الأم ، للتفاعل الأول . بحيث يصعب القول بإمكانية حدوث تنافس بينهما على مركز نشاط الانزيم . ويعلل هذا التأثير ، بأن الناتج النهائى ، يرتبط مع الإنزيم الأول ، فى مركز تفاعل غير مركزه النشـط ، بحيـث أن هـذا الارتباط ، يؤثر على التركيب الفراغى للانزيم . وبالتالى على توجيه المركز النشـط للانزيم ، وهو ما يعرف بالتأثير البديل allosteric effect .

دائرة التأثير الانزيمى :

و من الأهمية بمكان التعرف على دائرة التـأثير الإنزيمـى ، و المراكـز النشطة فى الإنزيم ، وهى المسئولة عن الربط فى معقد الإنزيم – مـادة التفاعـل الأم Enzyme- Substrate complex .

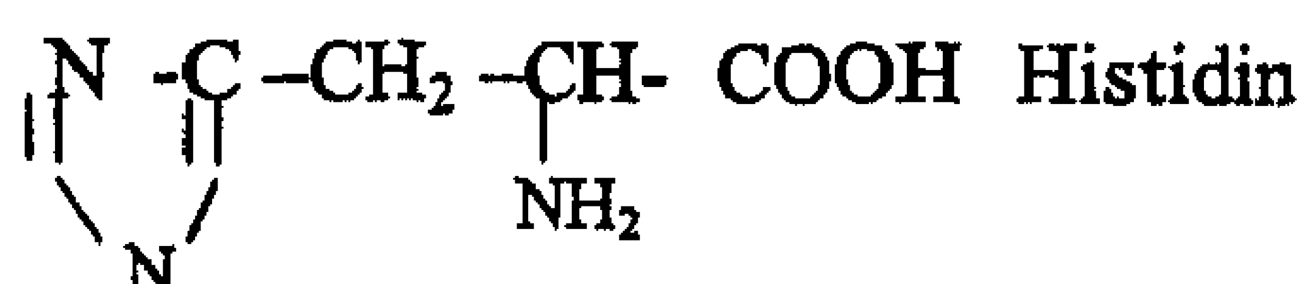
وعلى سبيل المثال فقد ثبت أن :

1– مجموعة الهيدروكسيل فى الحمض الأمينى السيرين (- CH_3-CH_2 - $CHNH_2$ COOH) هى المجموعة الفعالة فى الانزيمات المجزئة أوالمحللة للبروتينات . حيث يمكن لهذه المجموعة أن ترتبط إرتباطا قويا مع مادة (DFP) di – isopropyl Flouro Phosphate بحيث يمكنه أن يوقف مفعولها ، أو تأثيرها . فقد وجد أن المادة DFP هى المادة الوحيدة التى توقف أو تثبط تأثير الإنزيمات المحللة للبروتينات . ومن خلال التحليل الجزئى والفصل الجزئى المتتابع لمجاميع الأحماض الأمينية فى الإنزيم ، أمكن إيضـــاح أن السيرين يوجد فى سلسلة متتابعة محددة من الأحماض الأمينية هى :



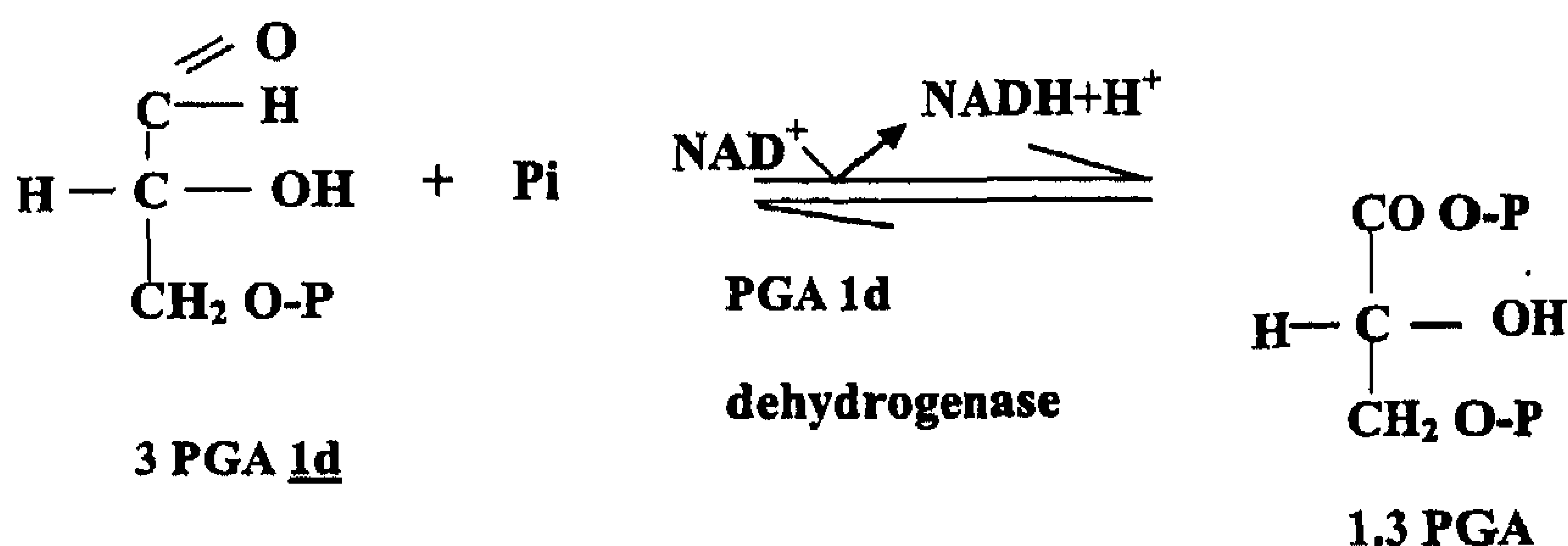
وقد ثبت وجود هذه السلسلة من الأحماض الأمينية فى الإنزيمـــات Estrase و Chemotrypsin و Tryspin . ويدل هذا على أن مجموعة الهيدروكســـيل فـــى الحمض الأمينى السيرين Serin ، هى المجموعـــة المميـــزة للإنزيمـــات المقســـمة أو المحللة للإسترات والببتيدات .

2 – مجمـــوعة الأميـــدازول فـــــى الحمــــــض الامينـــى الهســـتدين ؛

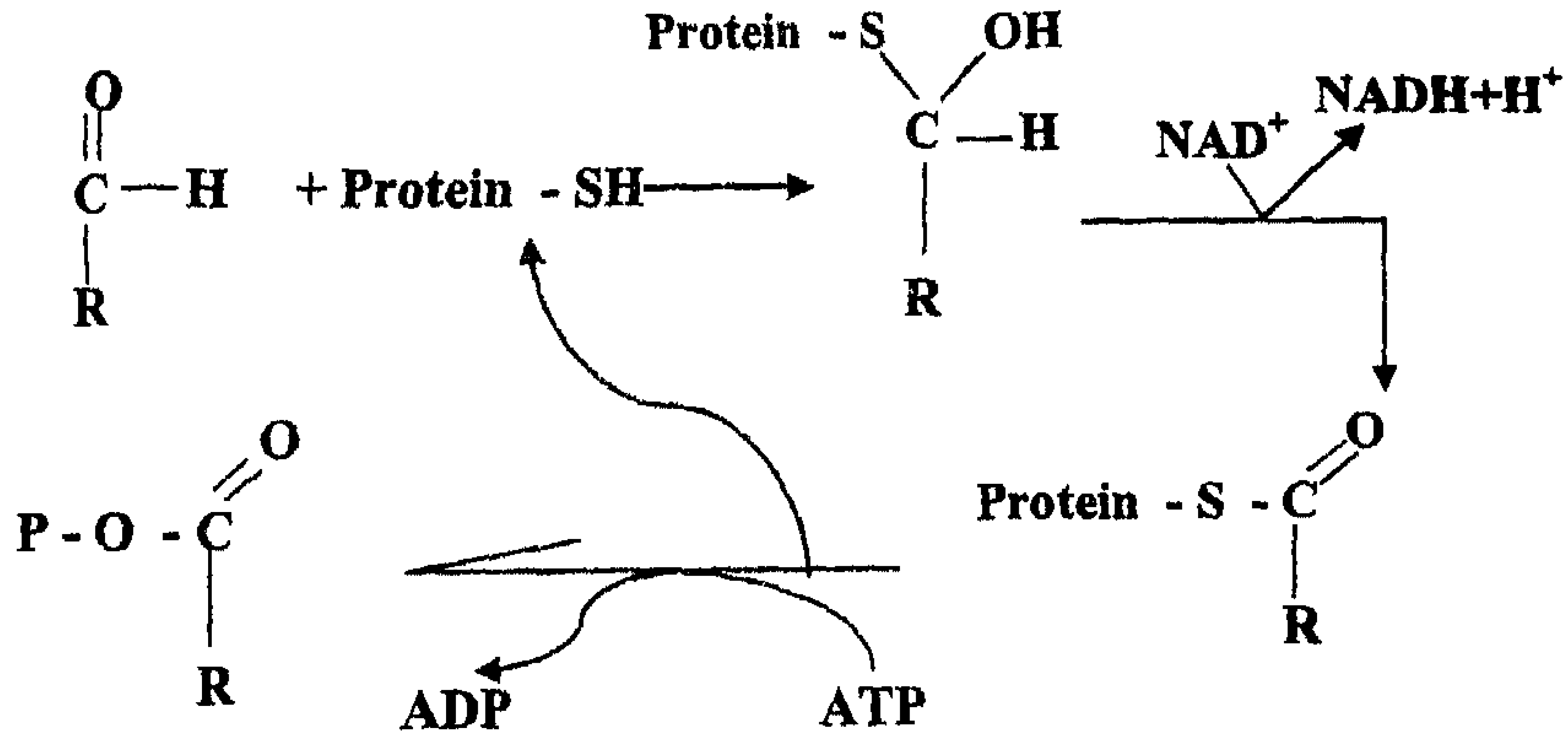


تشترك مع مجموعة الكربوكسيل (-CooH) للسيرين Serin فى مســئوليتها عـــن مركز النشاط الانزيمى .

3- هنـــــــاك عديد من الإنزيمات تحتوى على مجموعة سلفوهيدريل SH – حـــرة واحدة أو أكثر تكون مسئولة عن الفعـــــل الإنزيمـــــى . وهى الإنزيمات الكبريتية (SH – enzymes) . ويتبع هذه الإنزيمات مجاميع إنزيمية متعددة التخصص ، مثـــل Dehydrogenase ، والناقلة للمجاميع مثل Transaminase ، والتحليل المائى مثل Peptidase والليبيز Lipase . فقد أمكن إثبات اشتراك مجموعة السلفوهيدريل SH – إشتراكا مباشرا فى ربط الإنـــزيم بمـــادة التفاعـــل الأم مثـــل : انـــزيم Phospho glycerin aldehyd dehydrogenase الذى يحفز تحويـــل مركـــب 3 PGA 1d إلى 1.3 PGA حسب :



ويمكن بيان آلية ، أو ميكانيكية ، فعل الإنزيم الذى يحتوى علـى مجموعـة سلفوهيدريل SH – حرة كالآتى ، حيث تشمل الآلية إتحاد مع الإنزيم ، ثـم إختـزال وتنشيط .



ويتبين من هذه الآلية ، أن إيقاف ، أو تثبيط ، فاعلـيـة مجموعة السلفوهيدريل (SH –) ، يوقف فاعلية الإنزيم . كما يمكن إيقاف فاعلية مثل هذه الإنزيمات بإستخدام المعادن الثقيلة ، مثل Ca^{2+}، Rb^{2+} ، Ag^{+} ، Hg^{2+} . حيث تتفاعل هذه المعادن مع مجموعة السلفوهيدريل SH – مكونة مركبات المركبتيدات Mercaptids وهى أملاح ثيوكحولية ثابتة ضد التحليل المائى . فمركبتيدات الزئبق مثلا صعبة الذوبان فى الماء . كما يمكن ايقاف ، أو تثبيط ، فاعلية إنزيمات مجموعة السلفوهيدريل (SH –) بإحلال أى شق الكيلى ، محل ذرة الهيدروجين فى مجموعة السلفوهيدريل (SH-) من خلال مركبات خلات اليود و أسيتاميد اليود .

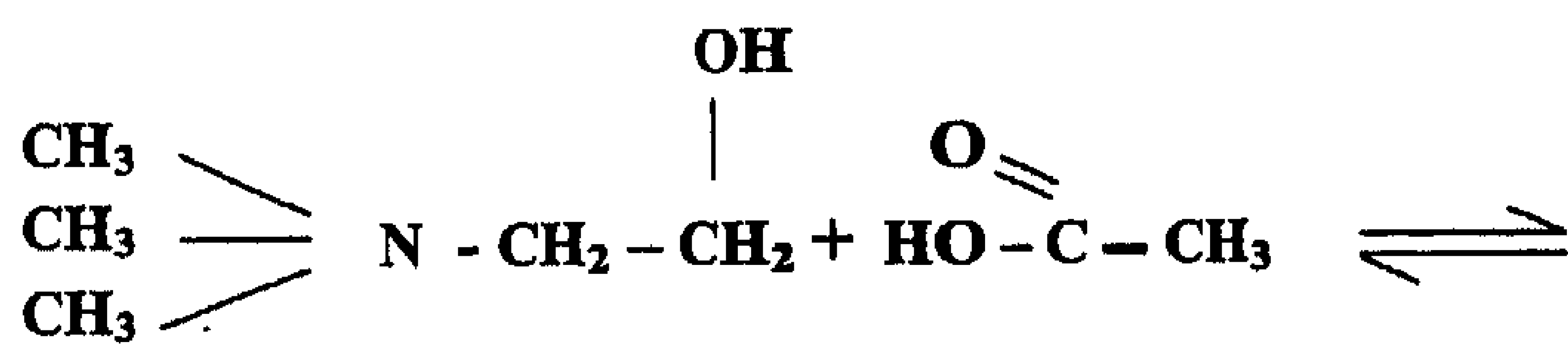
4– ثبت أنه بالرغم من الأهمية الكبيرة لمراكز النشاط الانزيمى ،إلا أن بعض أجزاء الجسم الانزيمى ، والتى تقع إفتراضيا بعيدة عن مركز النشاط ، لها دورا كبيـرا فـى النشاط الانزيمى. كما فى إنزيم الريبونيـوكليز **Ribonuclease** . فقـد أوضـحت الدراسات المختلفة ، على هذا الإنزيم ، أن المركز النشط له يتكون على الأقـل مـن ثلاث مجاميع منفصلة وبعيدة عن بعضها البعض فى تتابع الأحماض الأمينية . و هذه المراكز عبارة عـن His. (12) Lys (41) و His (119) ، وكنتيجـة للتركيـب

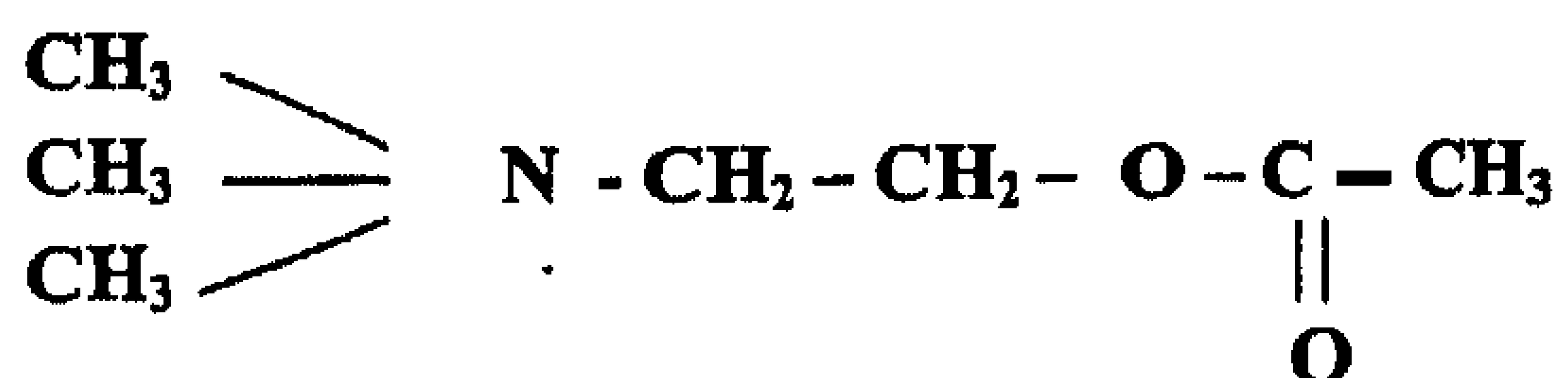
الجزيئى البروتينى لهذا الإنزيم ، والذى يحتوى على ١٣٩حمض أمينى ، لوحظ أن هذه المراكز مرتبة بحيث يكون ترتيبها المكافئ قريب بعضها من البعض ، وهو ما يسبب التأثير الإنزيمى المعروف له .

وقد وجد أن كسر الرابطة بين الأحماض الأمينية ، فى جزئ الإنزيم ، بين الحمض20 والحمض 21 ، تحت تأثير إحدى إنزيمات التحليل المائى للبروتين Protease ، يؤدى إلى بقاء السلسلة الببتيدية المنفصلة ، والمحتوية على العشرين حمض أمينى الأولى مرتبطة ، بروابط جانبية ، مع الجزئ الانزيمى ، و لهذا الجزئ الانزيمى جميع الخواص الإنزيمية . أما كسر هذا الترتيب أو إختلاله ، أو الفصل الكامل لهذه السلسلة الببتيدية ، عن جسم الانزيم ، يؤدى إلى إيقاف الفعل أو النشاط الإنزيمى . ويمكن كسر هذا الترتيب ، أو فصل السلسلة الببتدية ، فى وجود أو تحت تأثير اليوريا أو أى مؤثرات خارجية أخرى .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد ، أيضا ، أن السلسلة الببتدية المنفصلة ، يمكن أن تتصل ، مرة أخرى بالإنزيم لتكّون مركز النشاط ، مرة أخرى . ويوضح هذا أهمية الحمض الامينى His (12) لتكوين المركز النشط فى الانزيم .

5- ثبت أن التركيب الفراغى للإنزيم ، له أهمية كبرى ، وتأثير قوى ، على فاعلية المركز النشط له . ويتضح من هذا ، العلاقة الهامة بين مادة التفاعل الأم ، والمركز النشط للإنزيم . ومن أمثلة ذلك إنزيم cholin esterase وبخاصة مركزه النشط والذى يحفز التفاعل : -

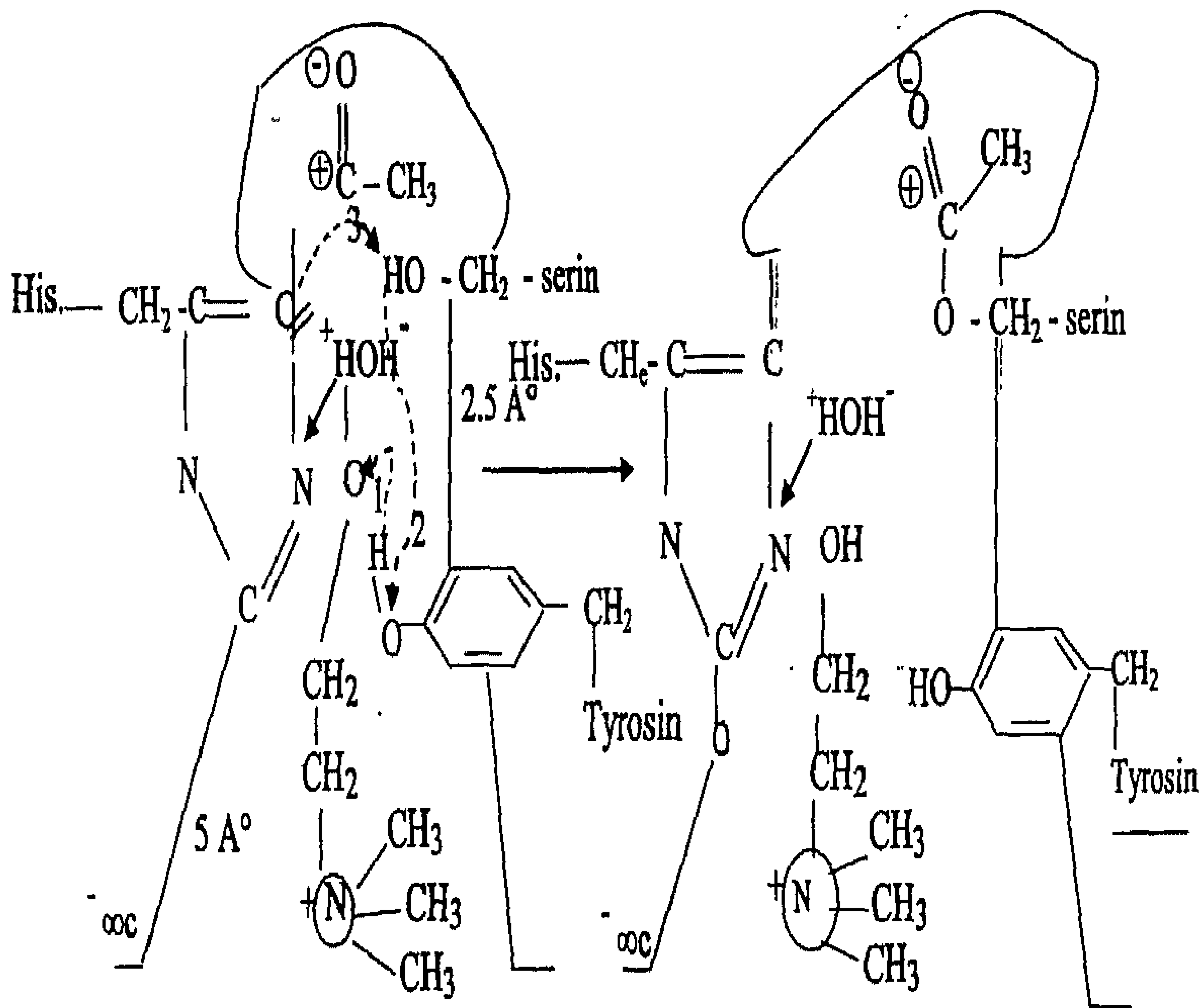






وقد اتضح أن المركز النشط لهذا الانزيم ، يحتوى على منطقتى تأثر مختلفتين ، بعيدين بعضهما عن البعض ، هما على التوالى : أ) **منطقة الإرتباط** : وهى تحتوى على المجموعة الإينولية (COO^- –) والتى ترتبط ربطاً الكتروستاتيكياً مع الأزوت الكاتيونى لمادة التفاعل الأم (الكولين) . وكذلك فإن المجاميع الأينولية ترتبط بهذه المنطقة من خلال قوى فان ديرفال Vanderiwaals . ب) **منطقة التأثير** : وهذه المنطقة تتشابه مع مناطق التأثير لمعظم الإسترات Esterases ، حيث يشترك فى التأثير ثلاثة مجاميع هى التيروسين .Tyrosin والسيرين Serin والهستدين Histidin .

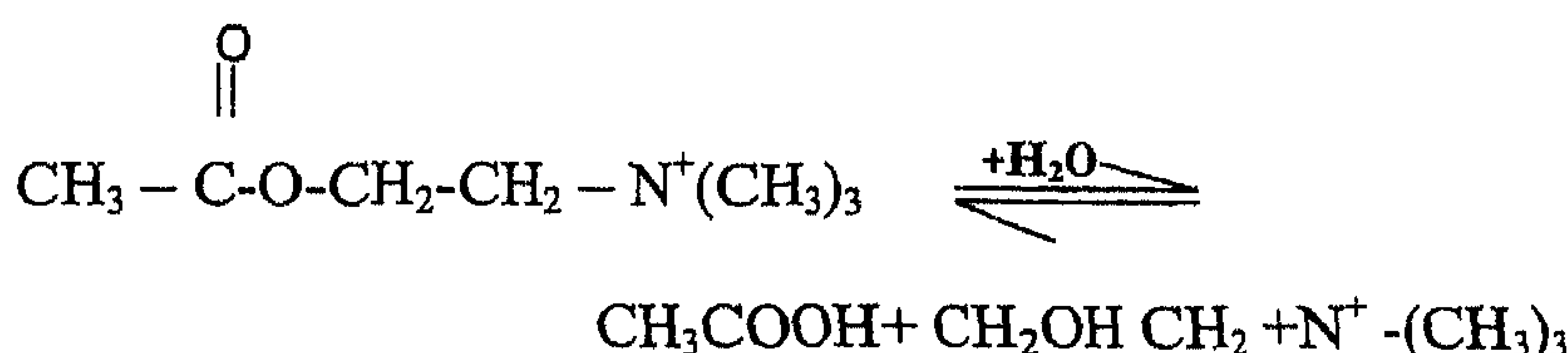
ويوضح الرسم التخطيطى الآتى مناطق تأثير الإنزيم :



و يعتقد أن بروتون (H^+) ، من مجموعة الفينول ، فى جزئ الحمض الأمينى التيروسين Tyrosin . تنتقل إلى ذرة الأوكسجين الكحولية لمادة التفاعل الأم (الكولين) ، ثم تنقل ذرة الهيدروجين من على جزئ السيرين ، إلى المجموعة

الفينولية . وحينئذ ، يهاجم اوكسيجين السيرين ذرة الكربـون الالكيليـة ، لمجموعـة الخلات ، لتكوين أستيل السيرين .

أما التحليل المائي فيتم بسحب ذرة النيتروجين القاعدية – فـى مجموعـة الأميدازول ، الموجودة فى جزئ الحمض الأمينى الهستدين Histidin – بروتون مـن جزئ الماء ، تاركة مجموعة الهيدروكسيل ، التى تحلل أستيل السيرين ، مكونة حمض الخليك Acetic acid نتيجة إرتباطها مع ذرة كربون جزئ الخلات . ثم يتم ، بعـد ذلك ، نقل البروتون من مجموعة الأميدازول ، إلى مجموعة السيرين . ويعود الإنـزيم بذلك لحالته النشطة الأولى ، والتى كان عليها حسب :



٦– ثبت أن المسافة ، أو البعد ، بين المراكز النشطة فى الإنزيمات العديدة المراكـز النشطة ، لها أهمية خاصة ، لتحديد درجة نشاط الانزيم . فعلى سبيل المثال ، أثبتـت الدراسات أن مجموعة الأميدازول القاعدية تبعد 5 A° عن المجموعـة الإينوليـة ، ومجموعة التيروسين تبعد 2.5 A° عن مجموعة السيرين . وهـذا يوضـح سـبب حساسية الإنزيم لمواد تفاعل أم معينة دون غيرها . كما أنه بمساعدة تلك القياسـات ، يمكن اقتراح مواد مثبطة ، تتفق فى أبعادها مع هذه الأبعاد ، لإبطـال تـأثر مراكـز النشاط هذه عن طريق تفاعلات جانبية .

رابعاً : تأثير العوامل البيئية الخارجية على النشاط الانزيمى :

أ – تأثير أيونات المعادن على الفعل الانزيمى :

عادة يمكن التميز بين نوعين من هذه الأيونات المعدنية : أحـدهما وفيـه يكون الأيون مرتبطاً برابطة ضعيفة مع الانزيم الأساسـى ، أو الانـزيم المسـاعد . والثانى قد يكون الأيون المعدنى داخل ضمن تركيب الجزئ البروتينى ذاته ، أومرتبط برابطة قوية معه .

ويمكن تلخيص الدور الذى يلعبه الأيون المعدنى فى التفاعلات الانزيمية فى النقاط الأساسية التالية :

١- قد تظهر خواص الأيون المعدنية التأكسدية بوضوح ، عند إرتباطه بتركيب بنائى عضوى معين . فأيونات الحديد والنحاس ،الكوبالت ، المولبيدنيوم ، تميل إلى تغيير شحنتها. ولذلك فهى تدخل فى عمليات إستقبال وإعطاء الإلكترونات . أو عمليات إنتقالها بصفة عامة . حيث تقوم بتفاعلات الأكسدة والإختزال ، مما يترتب عليه تقوية التأثيرات المتخصصة . **ومن أمثلة ذلك :**

- تؤكسد أيونات النحاس Cu^{2+} حمض الأسكوربيك . وبالرغم من ذلك ، وجد أن الانزيم المحتوى على النحاس (أى إرتباط الأيون النحاسى مع جزئ عضوى معين) وهو إنزيم اكسيديز حمض الأسكوربيك Ascorbic acid oxidase يعمل أيضا على أكسدة حمض الأسكوربيك ، ولكن بكفاءة تزيد الألف مرة عن أيون النحاس المنفرد وكذلك الحال مع إنزيم البولى فينول أوكسيديز Polyphenol oxidase المحتوى على النحاس .

- تأثير الانزيمات المحتوية على الحديد (Fe^{3+}) يظهر بوضوح ، عن تأثير الحديد المنفرد . فإنزيم السيتوكروم أوكسيديز cytochrome oxidase كفاءته أعلى بكثير من كفاءة الحديد المنفرد .

- وهكذا . . . مع باقى الإنزيمات التى يدخل فى تركيبها أيونات معدنية ، فالمولونيوم هو المكون المعدنى لإنزيمات الدهيد الريدكتيز Aldelyde reductase والنيترات ريدكتيز Nitrate reductase . ويدخل الكوبلت فى تكوين فيتامين B_{12} (Cobolamin) .

وفى مثل هذه الانزيمات يحمل الجزء المعدنى الخواص المطلوبة ، لكى يتم التفاعل . ويكون تأثير الجزء العضوى ، هو فى الحقيقة ، مختص فى إظهار خواص هذا الجزء المعدنى بوضوح وبشدة أكثر . ولذا يطلق على مثل هذه الإنزيمات بالإنزيمات المعدنية Metaloenzymes .

ولعل أهم المركبات الهامة في الأكسدة الفسيولوجية

مركبات السيتوكروم Cytochromes

للسيتوكرومات ، في الأنسجة الحيوانية والنباتية ، طيف إمتصاص ضوئي يميزها عن الهيموجلوبينات ومشتقاتها وهي على أنواع :

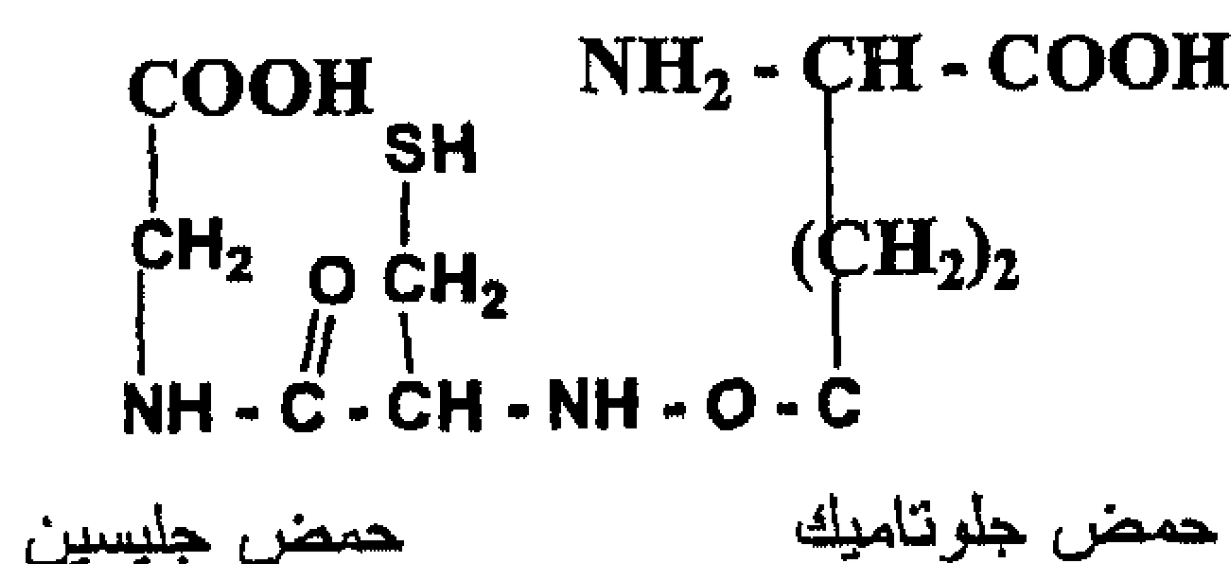
(Cytochrome a, a1 a2, a3, b b1 b2 and c)

وتشترك جميعها فى التركيب الكيماوي • فهى مركبات بروتينية مكونة من بروتين وهيم Heam والأخير مجموعة إضافية متحدة مع البروتين برابطة إيثيرية كبريتية Thio-ether link .

والسيتوكرومات مركبات هامة فى سلسلة نقل الإلكترونات لعمليات التنفس يدخل الحديد فى تركيبها بنسبة ٠,٣٤% – ٠,٤٣% ، أهمها ، .Cyt.C المختزل وهو يمتص الضوء عند موجات ضوئية Absorption spectrum ذات الأطوال الآتية : ٥٥٠,٧ ميلليميكرون Mu ، ٤١٥ .Mu ميلليميكرون • أما السيتروكروم المتأكسد فيمتص الضوء عند موجات طولها ٥٣٠ وأخري طولها ٤٠٠ Mu ويصبح السيتوكروم C متعادل الكهربائية Isoelectric عند ٩,٨٦ PH •

الجلوتاثيون : Glutathione

وهو من مركبات التأكسد والإختزال العكسية ، إلا أنهما ليست ذات علاقة مباشرة بتفاعلات دورات التحول الغذائي • والجلوتاثيون Glutathione مركب ثلاثي الببتيد ، يتكون من ثلاث أحماض أمينية ، هى حمض جلوتاميك ، وحمض سستين ، وحمض الجلسين ولذا يعرف بإسم جلوتاميل سيستنيل الجليسين •



مركب الجلوتاثيون Glutathione

والمجموعة الفعالة في جزئ الجلوتاثيون هى مجموعة SH وتعمل أحياناً كمعاون إنزيمي أو قرين Coenzyme لإنزيم glyoxalase ٠

فيتامين جـ Vit. C حمض الأسكوربيك

حمض الأسكوربيك عامل مختزل مضاد للأكسدة ، ذو نشاط مرتفع للغاية ، بمكنة استقبال ومنح هيدروجين من وإلي جزئ Glutathione ٠

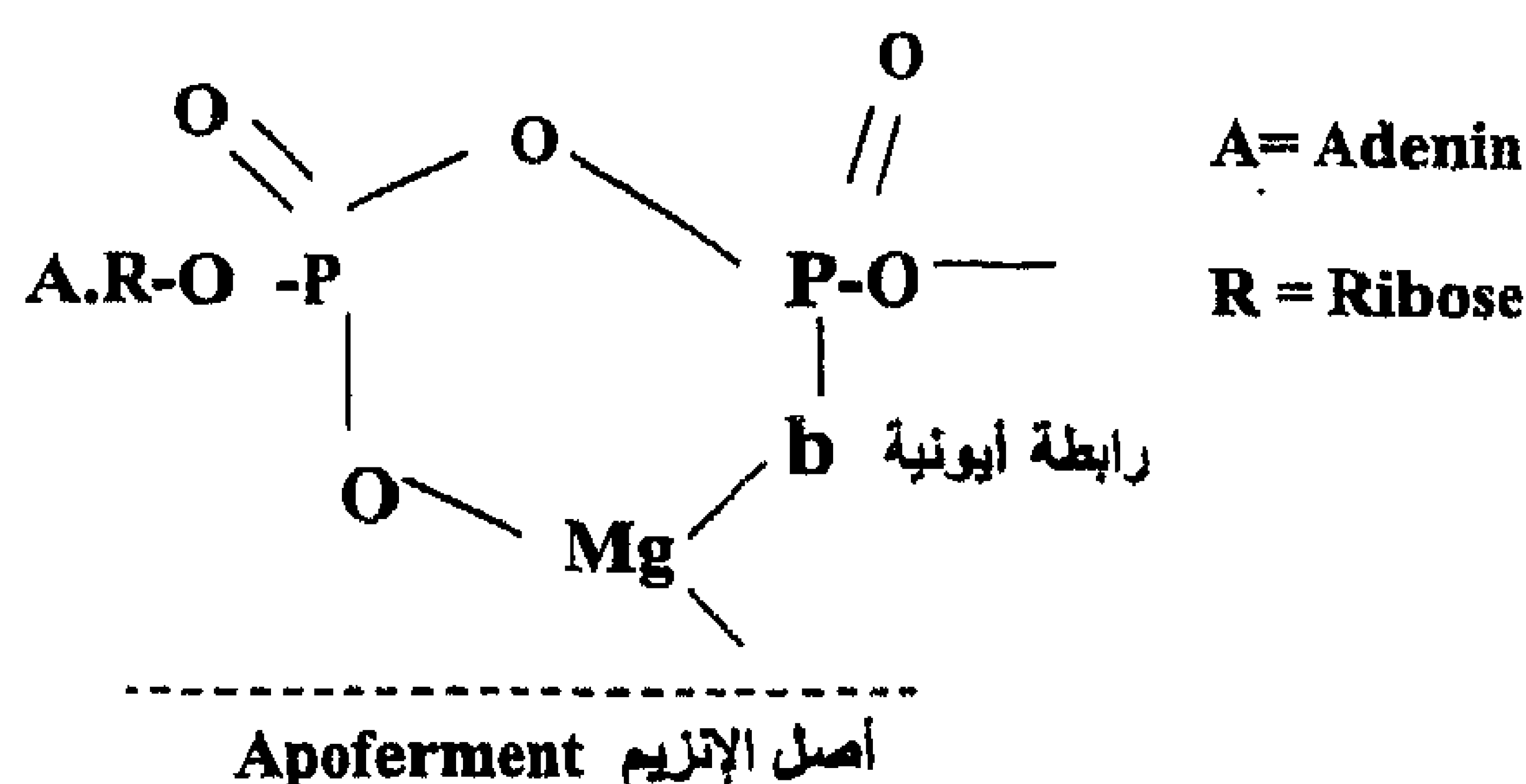
٢- من ناحية أخرى ، قد يكون التأثير المتبادل بين الجزء المعدنى والجزء العضوى في الإنزيم عكسيا ؛ أى أن الإنزيم ، أو الجزء العضوى فى الانزيم ، يحمل الخواص التفاعلية المطلوبة. أما الجزء المعدنى فيقوم بإظهار وتنشيط هذه الخواص التفاعلية . وقد تكون هذه الأيونات غير متخصصة فى تأثيرها ؛ أى أن الانزيم الواحد يمكن أن يقوم بتنشيطه أيون ما أو أكثر. فى حين أن بعضها قد يكون ذو تخصص دقيق . ويرجع ذلك للخواص الغروية للمحلول المتفاعل . فإنزيم الأميليز لا يؤدى عمليه الملامس ، أو المحفز ، إلا فى وجود أيون الكلورين ، وإنزيم الفوسفاتيز لا يحفز ، ولا يؤثر ، فى التفاعل اللمسى إلا فى وجود أيون الماغنسيوم .

كما وجد أن عملية أكسدة السيتوكروم (C) والقرين الإنزيمى $NADH_2$ يتم تنشيطها فى وجود أيونات Mg^{++} ، Ca^{++} ، Na^{+} ، K^{+} . وتنشط الكاتيونات الثنائية إنزيم NAD-Oxidase.

وقد فسرت ميكانيكية التنشيط فى عمليات الأكسدة والإختزال ، بأن الأيونات المعدنية توفر حالة من الإنتفاخ swelling فى الميتوكوندريا ، والتى تتم فيها عمليات الأكسدة ، بحيث يكون هناك فرصة أكبر لإلتقاء الأطراف المتفاعلة ؛ أى أننا أمام تأثيرات غروية و كيميائية غير متخصصة ، أو مرتبطة بأيون معين . أو قد تكون آلية هذا التنشيط عن طريق تدخل الأيون فى عملية توجية Orientation معينة للسلسلة الببتيدية لبروتين الإنزيم ، مما يسهل إرتباطه بمادة التفاعل الأم.

ويرى البعض أن آلية عمل هذه الأيونات قد تتم من خلال تأثيرها على مجاميع فعالة خاصة ، فى جزئ الانزيم مثل المجاميع الأمينية ، فتحفزها على إرتباط الانزيم بمادة التفاعل الأم ، أو قد ينحصر تأثيرها فى تنشيط الفعل الانزيمى فقط .

٣- قد يقوم الأيون المعدنى بتنشيط الفعل الانزيمى عن طريق ربط الإنزيم الأساسى Apoenzyme ، (أصل الإنزيم Apoferment) بالإنزيم المساعد ، (قرين الإنزيم Co- enzyme) أو ربط الانزيم الأساسى بمادة التفاعل الأم .ومن الأمثلة الواضحة فى هذا المجال ربط التركيبات البيروفوسفاتية على الجزء البروتينى من الانزيم وذلك بمساعدة أيونات الماغنسيوم أو المنجنيز حسب الشكل :



Apoferment أصل الإنزيم

و يتضح من الشكل ، أن الماغنسيوم المرتبط برابطة أيونية مع مجموعة البيروفوسفات ، قد إرتبط برابطة يبدو أنها Coordinative مع النيتروجين ، الموجود فى التركيب البروتينى للإنزيم . وهذا الإرتباط يشابه الارتباط الـ Coordinative أيضا للماغنسيوم فى جزئ الكلوروفيل .

ولهذه الرابطة أهمية كبرى ؛ حيث أنها تتدخل فى عمليات الفسفرة المختلفة ، التى تتم بواسطة النيوكليوتيدات ثلاثية الفوسفات Tri- phosphonucleotides . هذا . . . ويمكن للمنجنيز أن يحل محل الماغنسيوم ، ويقوم بعمله فى هذا التكوين ، ولو أنه أقل فاعلية.

أما مثبطات الإنزيم التى توقف ، أو تثبط ، سرعة التفاعلات الانزيمية الملامسة ، مثل وجود السيانيدات المثبطة للإنزيمات المحتوية على الحديد أو النحاس ، فإنها تتحد مع ذرات هذه المعادن الثقيلة . أو قد تكون المثبط الإنزيمى مشابهاً فى التركيب مع مادة التفاعل ، كما فى حالة المالونيت المنافس للسكسينات .

وعلى ذلك يمكن تلخيص ميكانيكية عمل هذه المثبطات المنافسة فى التفاعل مع الانزيم نفسه ، وينكون عن هذا الإتحاد مركب معقد غير قابل للتحليل إلى النواتج المعروفة للتفاعل ، وهذا هو السبب فى حجب الأثر اللمسى الإنزيمى .

ب- التسميد :

يعتبر التسميد أهم العوامل البيئية المؤثرة على تنظيم الأنشطة الانزيمية المختلفة داخل الخلايا الحية ، وذلك فى حدود العوامل الوراثية . فقد وجد أن : -

١- تنمية الطحالب فى الوسط الخالى من الأزوت ، تتجه معظم نواتج التخليق الضوئى نحو تكوين الدهون ، وكلما زادت نسبة الأزوت فى البيئة تزداد نسبة البروتين . وقد لوحظت نفس الظواهر في نباتات المحاصيل.

٢- التسميد الأزوتى الغزير يؤثر على المكونات الأساسية للخلية الحية ، فكلما زاد تركيز عنصر غذائى ما فى الوسط الغذائى ، تزداد درجة إمتصاصه ، طالما كان ذلك بعيدا عن التأثير الأسموزى الضار للنمو . حيث ثبت أن زيادة الأزوت فى البيئة أدى إلى زيادة إمتصاصه وتمثيله فى أحماض أمينية خاصة . ويرجع ذلك لكفاءة النبات وقدرته ، بشرط عدم زيادة نسبتها المتكونة عن نسبتها الأصلية والتى يجب ألا تزيد عنها بفعل العوامل الوراثية ،أما إذا زادت نسبة إمتصاص الأزوت عن هذا الحد ، فإن النبات يعمل على تراكم الأميدات الغير مرتبطة . وقد لوحظت هذه الظاهرة فى محاصيل الخضر. ومن أمثلة ذلك ، وجد أن التسميد الأزوتى فى السبانخ يعمل على زيادة المحصول الورقى إلى حد معين ، وإذا زادت درجة تركيز التسميد عن الحد الأمثل ، تلجأ النباتات لتكوين وتجميع الأميدات فى أنسجتها . وقد أيد ذلك ظهور حالات تسمم عند الأطفال التى غذيت على مثل هذه النباتات .

٣- وجد أن التسميد الأزوتى الغزير فى النجيليات خلال الفترة الأخيرة من نموها ، يؤدى إلى زيادة نسبة البروتين فى الحبوب . ويتوقف ذلك على نوع المحصول ، والغرض من إنتاجه . فالشعير المستخدم فى تغذية المواشى مثلا يهم الزارع زيادة نسبة البروتين فيه ؛ بينما ذلك المستخدم فى صناعة البيرة يهم المنتج أن تكون نسبة البروتين به منخفضة . كما وجد أن تسميد النجيليات على دفعتين ، الأولى بعد إكتمال الورقة الثالثة ، بمعدل ٢٥ كجم وحدة N/ للفدان ، والثانية بعد طرد السنابل بمعدل ٢٠ كجم وحدة أزوت / للفدان تزيد من حجم الحبة ، و نسبة البروتين بها . كما وجد أن بروتين الإندوسبرم ، حقق زيادة فى محتوى البروتين الكلى ، قدرّ بحوالى 100- 135% . فى حين أن الزيادة فى بروتين الجنين (وهو غنى فى الأحماض

الأمينية الضرورية) كانت قليلة ، حيث أصبحت ٢١ -٢٢ % بدلاً عن ٢٠ % فى عينة المقارنة . أى أن الزيادة الكبرى فى نسبة الأحماض الأمينية الغير ضرورية . ومن الطبيعى أن يعزى ذلك للعوامل الوراثية .

٤- و من الأمثلة الواضحة على تكوين البروتين على حساب الكربوهيدرات نتيجة التسميد الأزوتى تغير نكهة وطعم بعض المحاصيل المسمدة بالتسميد الأزوتى الغزير . وإلى ذلك يمكن تفسير لماذا تأنف حيوانات الرعى والأبقار عند التغذية على المحاصيل المسمدة بنسبة مرتفعة من الأزوت ، وعدم الإقبال عليها .

٥ - تقل قابلية ثمار الفاكهة ومحاصيل الخضر للحفظ والتخزين إذا سمدت بمعدلات مرتفعة من التسميد الأزونى ، وإذا تجاوزت هذا الحد ، زادت نسبة الأميدات مسببة عسر الهضم ؛ والسمية أحياناً . كما وجد أن البطاطس المسمدة بمعدلات مرتفعة من الأزوت تقل قدرتها على التخزين ، لارتفاع سرعة التنفس فيها ، حيث تنشط إنزيمات دورة التحلل الجلوكوزى كوسيلة دفاعية ذاتية لمواجهة السمية الناشئة عن تراكم الأزوت فى الدرنات.

٦- أدى التسميد الغزير بالأزوت ، إلى إنخفاض نسبة حمض الأسكوربيك ، فى ثمار الحمضيات وبعض ثمار محاصيل الخضر . فى حين أن التسميد البوتاسى ، يزيد من محتوى النبات من فيتامين (C) . وفى المحاصيل الزيتية ، يؤدى التسميد الغزير إلى زيادة نسبة البروتين فى الأوراق ، مع كبر حجم البذور ، وزيادة كمية المحصول ؛ إلا أن نسبة الزيت تنخفض بدرجة كبيرة .

٧- زيادة التسميد الأزوتى يعمل على ارتفاع نسبة فيتامين B فى الأنسجة النباتية لكميات يمكن قياسها ، وقد وجد أن هناك ارتباط بين العوامل المؤثرة على زيادة نسبة البروتين فى الأنسجة النباتية وكمية فيتامين B . حيث يعتبر الأخير إنزيم مساعد Prosthetic group لفعل إنزيمات تخليق البروتين .

الفصل الحادى عشر

المعوقات الإنزيمية Enzyme Inhibitors

- المعوقات التنافسية .
- الإعاقة التنافسية للناتج الوسطى .
- أهمية الإعاقة التنافسية .
- المعوقات اللاتنافسية :
  - الإعاقة اللاتنافسية للناتج الأخير .
  - تقدير ثابت المعوق الإنزيمى فى التفاعلات العكسية .

الفصل الحادى عشر

المعوقات الإنزيمية Enzyme Inhibitors

وهي مركبات معيقة للتفاعل الإنزيمـي أو منظمـة لنشـاطه ، مـن خـلال قدرتها على التفاعل أو الإرتبـاط ، المؤقـت ، مـع بعـض المجموعـات الفعالـة ، المرتبطة ببروتين الإنزيم ، مما يترتـب علـى ذلـك ، عـدم قـدرة الإنـزيم علـى الإرتباط بمادة تفاعله ، وعدم التحول الكيمـاوي • وتـزول هـذه الإعاقـة بـزوال السبب ، فالتأثير عكسي • وغالباً يشبه الضرر الناشـئ عـن المعوقـات الإنزيميـة ، الضرر الناشئ عـن السـموم Poisons • فهـو لا يسـبب تغيـراً فـي طبيعـة البروتين الإنزيمي ، مثل : الحـرارة ، أو تـأثير الأحمـاض القويـة ، أو غيرهـا ، إنما يرجع إلى كونها معوقة ، والتي تسبب إتلاف غير عكسي للإنزيم •

وقد استغلت ظاهرة الإعاقة الإنزيمية فى نـواحى علميـة كثيـرة ، أهمهـا ، من الوجهة الفسيولوجية معرفة مسار سـير التفـاعلات الحيويـة • فـإذا مـا تـم إعاقة عمل إنزيم ما فـى سلسـلة تفـاعلات حيويـة معينـة يمكـن معهـا معرفـة ميكانيكية أو آلية ذلـك التفاعـل ، ومعرفـة المركبـات الوسـيطة فـى المسـار • فوجود السيانيد كمادة سـامة ، تعيـق مـن نشـاط إنـزيم Cytochrome oxidase ، ويتبع ذلك ، توقف عمليات التأكسد الهوائية وربمـا تسـبب مـوت الكـائن الحـى ، خلال دقائق • وهى دراسات لهـا أهميتهـا الأكاديميـة ، إضـافة إلـي مجـالات تطبيقية عديدة ، مثل : مجالات الطـب ، والصـيدلة ، وعلـوم السـموم ، ومقاومـة الحشرات والآفات ، وغيرها •

ويوضح الشكل التـالي أحـد النمـاذج المقترحـة لمسـار الإلكترونـات ، وترتيب مركبات سلسلة نقل الإلكترونـات فـى الميتوكونـدريا ، بعـد دراسـة أثـر السيانيد كمعيق إنزيمى ، على نشـاط إنـزيم السـيتوكروم أوكسـيديز ، ممـا يتـيح تراكم المركبات الوسطية ، المتكونة قبل هذه المرحلـة ، بكميـات تكفـي لعزلهـا ، والتعرف عليها • وفيه يتبين منـاطق إنتـاج الطاقـة ATP ، والمسـارين الحسـاس

، والمقـاوم للسـيانيد ، وعلاقـة المركبـات النتروجينيـة الناتجـة عـن التحلـل الجلوكوزي ، ودورة كربس ٠

تحلل سكرى
NADH
flavoprotein
flavoprotein
$2H^+ + 1/2\,O_2$
H_2O
مسار مقاوم للسيانيد
$2H^+ + 1/2\,O_2$
cytochromes
$FADH_2$ → ubiquinone → flavoprotein → b_{553} → b_{557} → c_{549} → c_{547} → cyt oxidase → H_2O
$2H^+$
FAD
Fe-S protein
مسار حساس للسيانيد
ATP
ATP
ATP
NAD
$2H^+$
flavoprotein
H^+
$2H^+$
NADH
دورة كربس

أحد النماذج المقترحة لمسار الإلكترونات وترتيب مركبات سلسلة نقل الإلكترونات فى الميتوكوندريا(عن Salisbury and Ross , 1978)

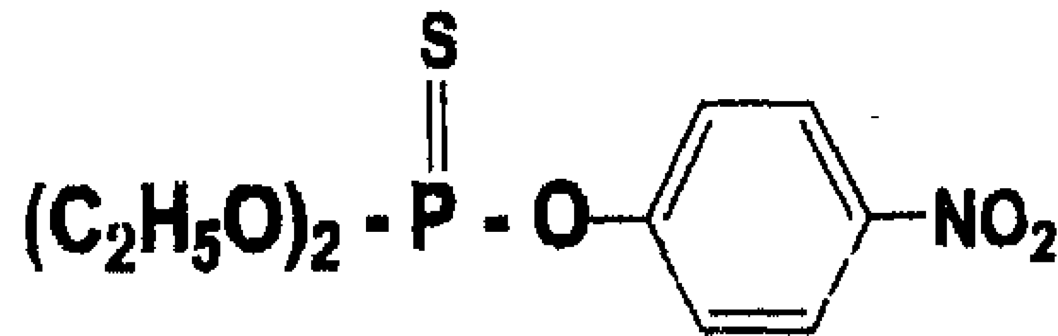
ومن أهـم المعوقـات الإنزيميـة المسـتخدمة فـى النـواحى العسـكرية ، غـازات الأعصـاب nerve gases ، مثـل diisopropyl fluorophosphate (DEP) ، وهى مـواد معيقـة لنشـاط إنـزيم acetyl cholin esterase ، المـنظم لعمل الخلايا العصبية والذي يمنـع تـراكم Acetyl choline بتحليلـه مائيـاً إلـي الكولين ، وحمض الخليك ، حسب التفاعل :

$$CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-OCH_2CH_2-\overset{CH_3}{\overset{|}{\underset{CH_3}{\underset{|}{N^+}}}}-CH_3 + H_2O \xrightarrow[\text{esterase}]{\text{acetylcholine}} CH_3-COOH + HOCH_2CH_2-\overset{CH_3}{\overset{|}{\underset{CH_3}{\underset{|}{N^+}}}}-CH_3$$

Acetyl choline Acetic acid Choline

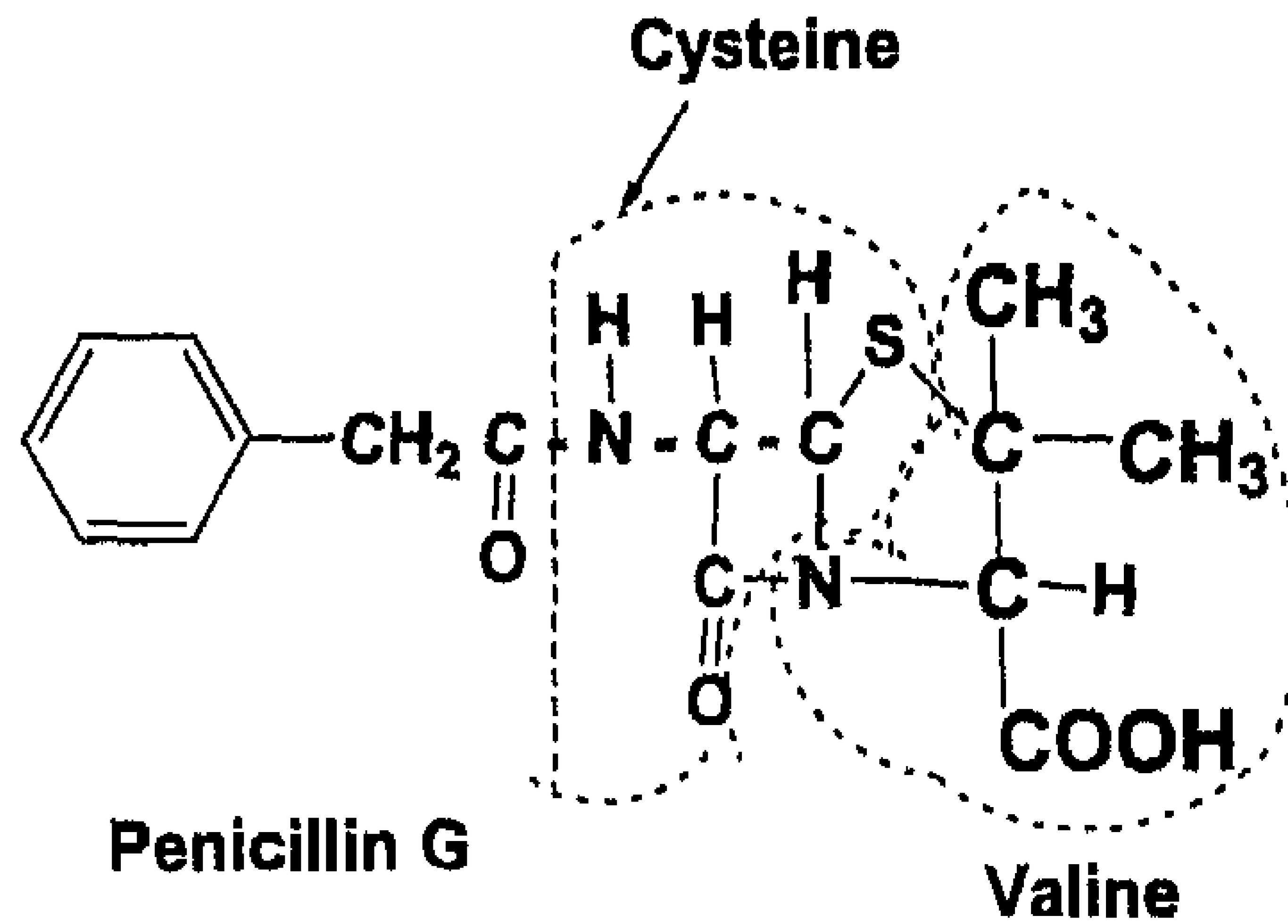
ويعتبر "بروتين أفيدين -avidin " • الذي يوجد في بياض بيض الطيور ، مثال واضح للمعوقات الإنزيمية ، فهو شديد التآلف والميل للإرتباط بالبيوتين وبمشتقاته، إذ يبلغ ثابت ارتباطهما binding constant عند ٢٥°م حوالى ١٠ [٢١] ، لذلك. فإن تعطي كميات كبيرة منه يسبب "ضرر بياض البيض" "egg whit injury" ، الناتج عن إعاقة عمل الإنزيمات المحللة للأسيتيل كولين ، فيتراكم بالخلية ، مسبباً إثارة الأعصاب ، وتشنج العضلات ، و قد يتبع ذلك شللاً أو موتاً •

كما تعتبر المبيدات الحشرية "insecticides" ، مثل " باراثيون parathion ، معوقات إنزيمية ، لها تأثير مماثل على الحشرات •



Parathion Structure تركيب الباراثيون

و المضادات الحيوية antibiotics تعتبر كذلك معوقات إنزيمية ؛ كعقاقير سلفا (sulfa drugs) الشائعة الاستعمال ، فهي معوقات لإنزيمات معينة في أيض الميكروبات الممرضة ، فالبنسلين penicilin ، يعيق تخليق بعض مركبات الجدر الخلوية للكائنات الدقيقة .



والمعوقات الإنزيمية ، كغيرها من العوامل التي تؤثر على معدل سير التفاعلات الإنزيمية ، ربما تؤثر علي قيمة الثابت K_m ، أو على قيمة V فى معادلة ميكالس ٠

ويطلق على المعوقات التي ترتبط بنفس الموضع النشط ، الذي ترتبط به مادة التفاعل " معوقات تنافسية Competitive inhibitors ٠

المعوقات التنافسية : The competitive inhibitors

وهى مركبات تشبه ، في بنائها التركيبي ، مادة التفاعل ، وتتنافس معها على نفس مواضع الإرتباط النشطة ، بسطح الإنزيم ٠ ولا يمكن ، للإنزيم أن يكون مرتبطاً بمادة التفاعل ، و بالمعوق في نفس الوقت ٠

ففي حالة عدم وجود المعوق الإنزيمي ، أى فى الظروف الطبيعية ، يتكون عن إرتباط مادة التفاعل بالإنزيم ، مركب وسيط ES ، في تفاعل إتزانى سرعان ما يتحول إلى نواتج ، ويتحرر الإنزيم ، لكي يبدأ تفاعل جديد، حسب التفاعل :



$$E + S \rightleftharpoons ES \longrightarrow E + P$$

حيث E = Enzyme ، ES مركب وسطي (معقد الإنزيم – مادة التفاعل) ، P = Product

أما عند إرتباط المعوق (I) بالإنزيم ، فإن معقد الإنزيم – المعوق ، EI enzyme-inhibitor complex ، المتكون يكون ذو طبيعة إنعكاسية ، وفى حالة إتزان بين المعوق الطليق والإنزيم ، حسب :



$$E + I \rightleftharpoons EI$$

ويختلف معقد EI ، عن ES ، فالأول معقد غير نشط inactive ، لا ينتج عنه أي تحول كيماوي ٠ ولا تتوقف درجة الإعاقة على الزمن ، ولكنها محددة ، ويتم الوصول إليها سريعاً ، ويتحدد الإتزان بين المعوق ، والإنزيم ، بثابت إتزان ، يعرف بثابت المعوق K_i , Inhibitor constant ، وهو يعبر ،

عادة ، عن درجة فاعليـة المعـوق وكفاءتـه ، وتعتبـر العلاقـة ($1/K_i$) مقياسـاً لدرجة تآلف الإنزيم مع المعوق .

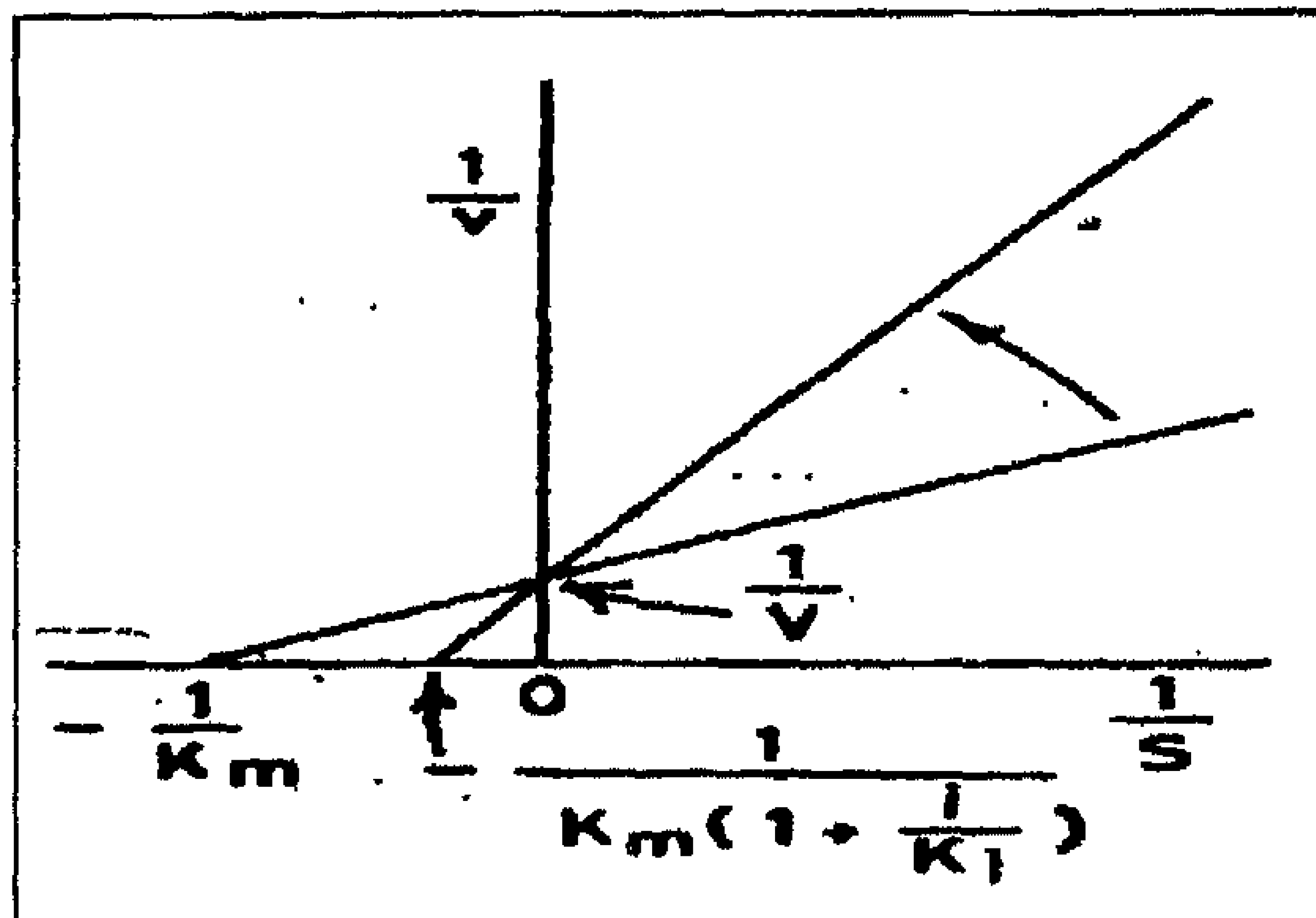
ولإيضاح عمل المعوق التنافسي ، يمكـن اسـتنباط معادلـة ، تشـبه تلـك التي استخدمت للحصول على معادلة ميكـالس ، حيـث تتضـمن تركيـز المعـوق (i)، وثابت تجزئته (K_i) و المركـب الوسـطي للإنـزيم والمعـوق (EI) ، وعلـى ذلك تكون العلاقة بين معدل التفاعل الإنزيمي في وجود معوق تنافسي هى :

$$v = \frac{V}{1 + \frac{K_m}{S}(1 + \frac{i}{K_i})}$$

وتقدر درجة تآلف الإنزيم مـع المعـوق ، بمقلـوب طرفـى المعادلـة ، أى أن :

$$\frac{1}{v} = \frac{1}{V} + (1 + \frac{i}{K_i})\frac{K_m}{V}.\frac{1}{S}$$

ويمكن توضيح العلاقة بيانياً بين $\frac{1}{v}$ ، و $\frac{1}{S}$ ، بالشكل التالي :



ويلاحظ من الشكل أن الإحداثي الرأسي ordinate intercept ($\frac{1}{V}$) ، في وجود المعوق التنافسي ، هو ذاته في التفاعل الطبيعي ، دون وجود معوق . إلا أن درجة الميل Slope : $\frac{K_m}{V}(1+\frac{i}{K_i})$ ، أو الحث ، في هذه الحالة ، يكون قد زاد بما قيمته حاصل ضرب الميل الأصلي ($\frac{K_m}{V}$) في ($1+\frac{i}{K_i}$)

وعلى ذلك يكون ، تأثير المعوق التنافسي محصوراً في إحداث زيادة ظاهرية ، فقط ، لثابت ميكالس ، وتقدر هذه الزيادة بما قيمتها $1+\frac{i}{K_i}$. وهذا يعني أن ثابت ميكالس K_m الظاهري ، يزداد طردياً ، بزيادة تركيز المعوق الإنزيمى (i) . وتكون السرعة الجديدة ، عند أي تركيز معين من المعوق ، مساوية دائماً للسرعة القصوى (V) للتفاعل غير المعاق ، في وجود فائض من مادة التفاعل . أما عندما تكون درجة تركيز المعوق(i) صفراً ، فإن المعادلة الأصلية لميكالس في الصورة البسيطة لها ، أى غير المعاقة ، هى التى تصبح سائده .

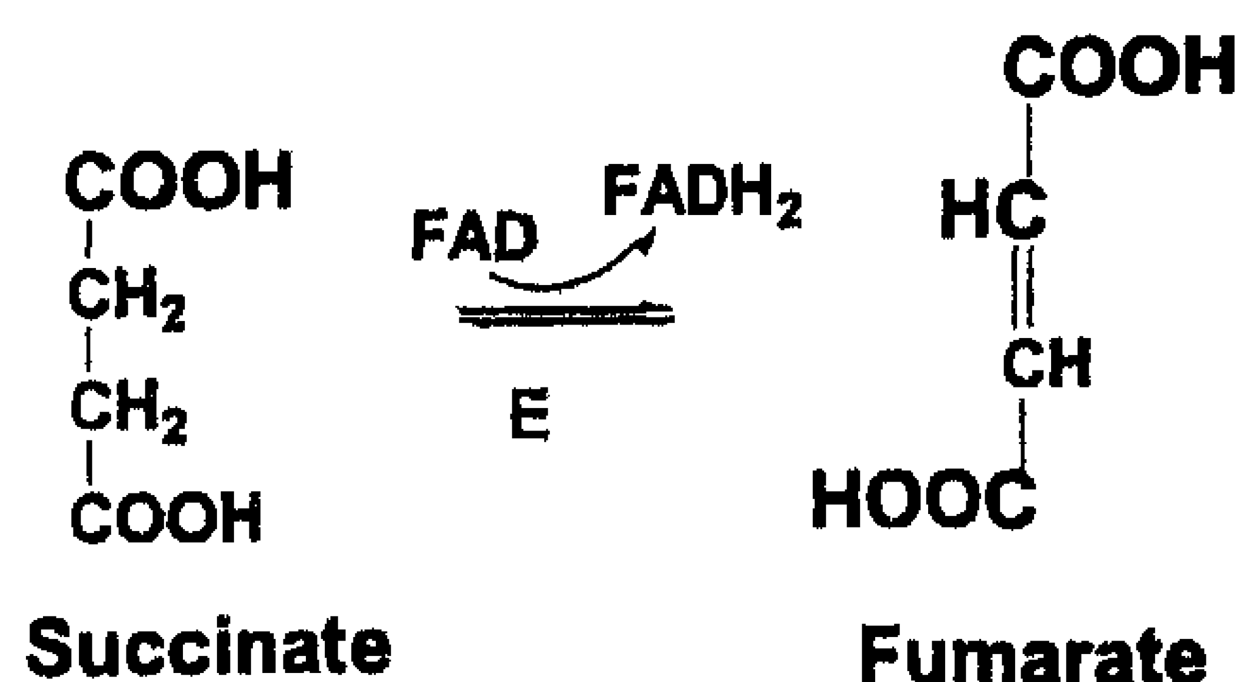
وحيث أن K_m هو تركيز مادة التفاعل ، الذي يكون عنده تركيز الإنزيم الحر مساوياً لتركيزه في صورة معقد الإنزيم – مادة التفاعل ES ، فإن هذا يعني أن كمية مناسبة من الإنزيم الحر ، تكون حينئذ متاحة للإرتباط بالمعوق التنافسي . وهو الذي يؤدي ظاهرياً ، على الأقل ، إلى خفض فاعلية الإنزيم ، ودرجة نشاطه ، وبالتالي ، إلى إرتفاع قيمة ثابت المعادلة K_m .

الإعاقة التنافسية للناتج الوسطي

Competitive Inhibition of the Intermediate Product

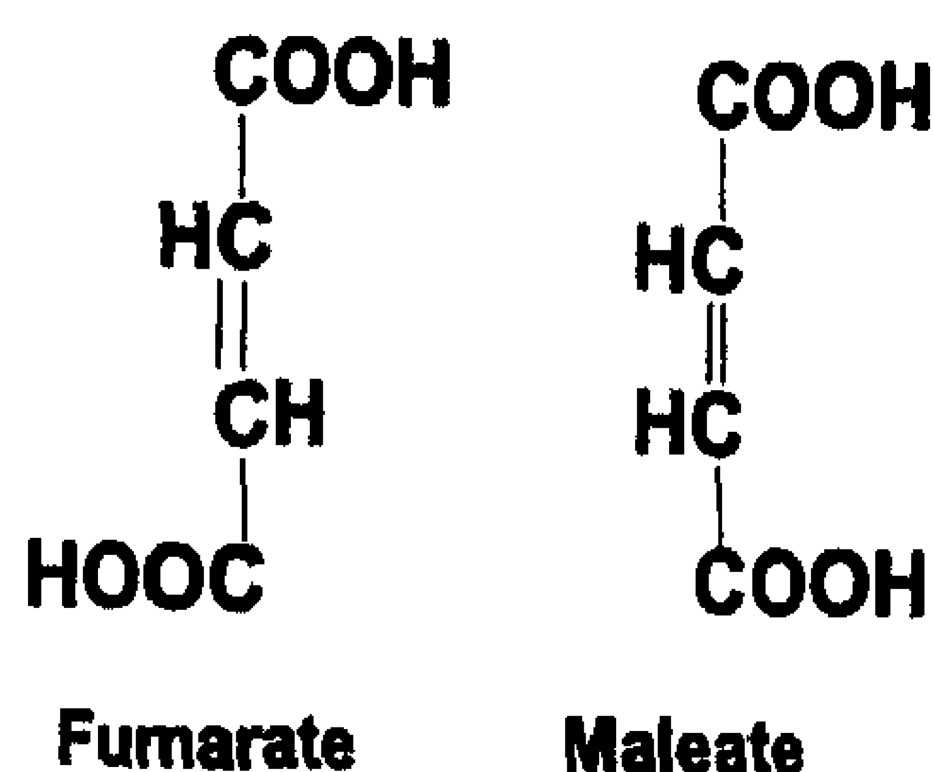
من الأمثلة الواضحة للإعاقة التنافسية ، للناتج الوسطى ، وجود حمض المالونيك ، فى وسط تفاعل حمض السكسنيت ، مع إنزيم سكسينات ديهيدروجينيز Succinate dehydrogenase . فالإنزيم يساعد في نزع

ذرتـــي هيـــدروجين (إلكتـــرونين وبروتـــونين) مـــن مـــادة تفاعلـــه (سكســـينات Succinate)، يستخدمان فى إختـــزال القـــرين الإنـــزيم الفلافيـــى (FAD) للإنـــزيم نفسة والمرتبط بـــه برابطـــة قويـــة مكونـــاً الفيوماريـــت Fumarate وهـــو نـــاتج وسطي لسلســـلة تفـــاعلات ، فـــى دورة الأحمـــاض ثلاثيـــة الكربوكســـيل ، حســـب التفاعل :



أما في وجود حمـــض المالونيـــك ، الشـــبيه تركيبيـــاً و إلـــى حـــد كبيـــر ، بحمض السكسنيك ، فإنه سرعان مـــا يـــرتبط بـــالإنزيم ، مكونـــاً معقـــد الإنـــزيم – مالونيت ، وهـــو معقـــد غيـــر نشـــط ، يعيـــق إســـتمرار التفاعـــل ، ويحـــول دون الأكسدة ؛ نظـــراً لشـــغله للمواضـــع النشـــطة، وقـــد وجـــد أن المعـــوق التنافســـي مالونيت إذا كانت ، نسبه تركيـــزه لمـــاده التفاعـــل ١ : ٥٠ فـــإن مقـــدار الإعاقـــة يصل إلـــى حـــوالى ٥٠% ، وهـــو يـــدل علـــى أن علاقـــة التـــآلف بـــين الإنـــزيم والمالونيت كمعوق إنزيمي ، أكبر بكثير منها بين الإنزيم ومادة التفاعل .

ولإنـــزيم " سكســـينات ديهيـــدروجينيز Succinate dehydrogenase عدة معوقات تنافسية أخرى ، من بينها الفيومـــارات ؛ أى النـــاتج نفســـة ، وشـــبيهه الهندســـي geometrical isomer ماليـــات maleate . وهـــي ظـــاهرة مألوفـــة ، تعرف بإعاقـــة النـــاتج Product inhibition ، وهـــي بـــدون شـــك مـــن طـــراز الإعاقة التنافســـية ، وذلك لأنه مـــن النـــادر حـــدوث تغيـــر كبيـــر فـــي طبيعـــة ، وتركيب ، مادة التفاعل . و يبدو الناتج شبيهاً فى الحالتين كما فى الشكل .



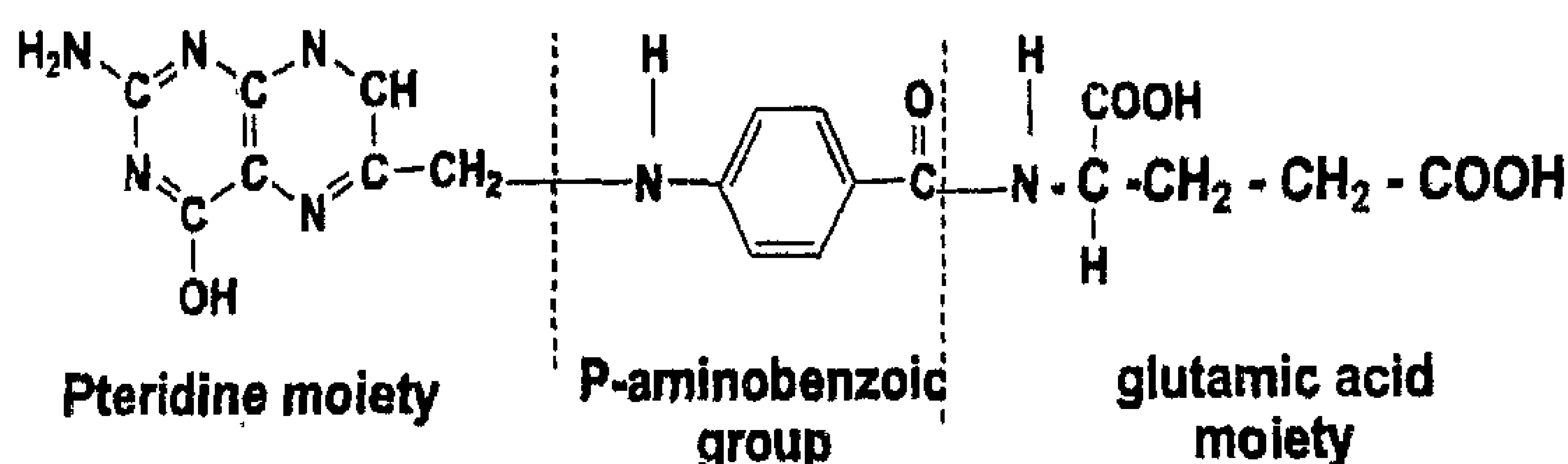
ومن الجدير بالملاحظة ، أن الناتج ليس هو الناتج النهائي للتفاعل الإنزيمي ، ولكن ناتج كمركب وسطي في سلسلة تفاعلات ، يمثل إعاقة تنافسية تماماً ، وهى ناتج إرتباط المعوق بالإنزيم • وتبلغ هذه الإعاقة حداً أدنى ، طالما كانت مادة التفاعل أوفر ، نسبياً ، من الناتج ، كما يلاحظ أن هذه الإعاقة •وهي مخالفة عن الإعاقة المقصودة فى قانون فعل الكتلة، حين يتراكم الناتج. ولا تمثل هذه الحالة الأخيرة ، سوي إقتراب من نقطة الإتزان ، حيث تمثل الإعاقة المقصودة وفقاً للقانون تراكم الناتج ، أى نقص في معدل التفاعل نتيجة الاقتراب من نقطة الاتزان •

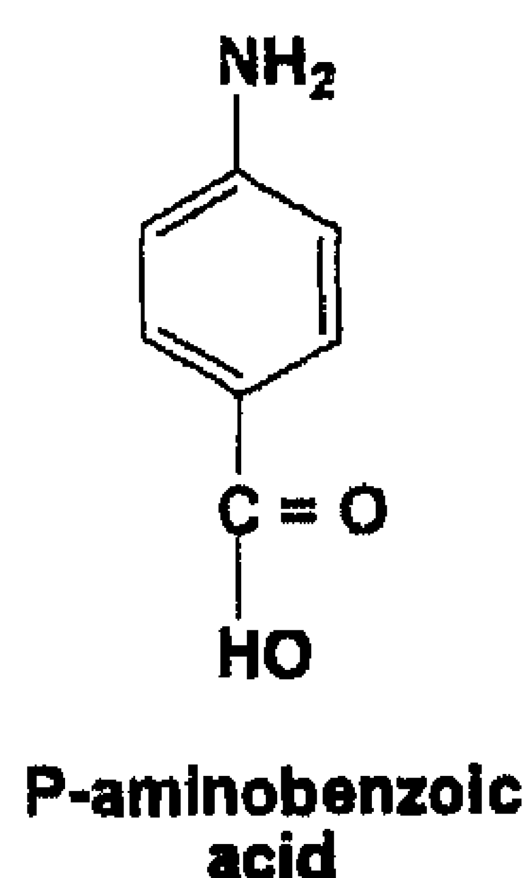
<u>أهمية الإعاقة التنافسية</u>

ولظاهرة الإعاقة الإنزيمية التنافسية ، أهمية علمية وتطبيقية كبيرة منها : إمكانية إستخدامها فى مكافحة الميكروبات أو الحشرات ؛ أى إذا أريد وقف نمو أحد الكائنات الحية ، في وجود كائن حى آخر ، كالبكتريا في جسم الإنسان ، أو الحشرات على أنسجة النبات •

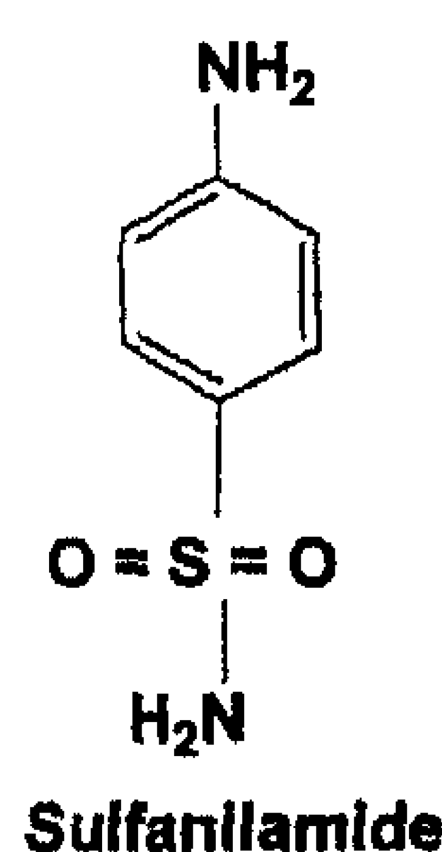
والأساس الذي تعتمد علية هذه الطريقة ، هو إعاقة فعل إنزيم خاص باستخدام الكائن الدخيل ، عن طريق استخدام مركب مناسب • ولا يحتاج لهذا الإنزيم الكائن الآخر ، ويتسبب عن ذلك ، ضعف نمو الكائن الدخيل ، أو إيقافة تماماً • ومن أمثلة ذلك استخدام مركبات السلفا الكبريتية كعقاقير ، فهي مركبات تشبة ، تركيبياً ، حمض البنزويك الأميني-para-aminobenzoic acid ، فالحمض الأميني ضروري لنمو كثير من البكتريا ، ولا تستخدمه الكائنات الراقية كالإنسان • فباستخدام مركبات السلفا يعاق نمو

البكتريا في خلايا الإنسان ، حيث تتنافس مع الحمص الأميني على مواضعه النشطة ، مانعاً تخليق حمض الفوليك (folic acid) ، أو فيتامين ب١٠ Vitamin B 10 بالبكتريا ، وفى نفس الوقت لا تضر مركبات السلفا بالإنسان ، حيث لا تستطيع خلاياه تخليق حمض الفوليك ، ولكنه يحصل عليه من الخارج ضمن غذائه.





P-aminobenzoic acid



Sulfanilamide

ومن ناحية أخرى ، فإن ظاهرة إعاقة الناتج ، لها أهمية حيوية خاصة ، من حيث تمكين الخلايا من التحكم في تفاعلاتها الحيوية. إذ أن اقتصاد الخلية، يتطلب ألا يسمح للتفاعلات بالزيادة المضطردة ، إلا بالمعدل المطلوب الذي يسمح بإستغلال الناتج في تفاعلات أخرى. وهكذا تتيح إعاقة الناتج وسيلة جزئية ، تحول دون تجاوز التفاعلات للمتطلبات التي تقتضيها ظروف الخلية .

هذا .. وقد يكون إرتباط المعوق التنافسي بالإنزيم إرتباطاً وثيقاً ، وغير قابل للإنعكاس وعليه ، لا تنطبق معادلة ميكالس على هذا الإرتباط ،

والتي تشترط القابلية للإنعكاس ويعني هـذا ، عـدم وجـود إتـزان بـين المعـوق الإنزيمي الحر والإنـزيم ، أو بـين مـادة التفاعـل والإنـزيم . وفـي مثـل هـذه الحـالات ، فـإن الإرتبـاط الإتزانـي لمـادة التفاعـل، لا يمنـع مطلقـاً الإعاقـة النهائية ، أو الكاملة ، للإنزيم بفعـل المعـوق ، لأن الإرتبـاط هنـا إرتباطـاً غيـر قابل للإنعكاس ، وسوف توجد – دائماً – ، كميـة ، ولـو ضـئيلة ، مـن الإنـزيم الحر ، أثناء وجود الإتزان العكسـي ، مـع مـادة التفاعـل . وهـى الكميـة مـن الإنزيم التي سوف تصبح هدفاً ، لجزيئات المعـوق . فـإذا مـا تمـت الإعاقـة ، وهى إعاقة غير عكسية كما قلنا ، يصبح مـن المسـتحيل خفضـها بمـادة التفاعـل. خاصة أن درجة الإعاقة تتناسب طردياً ، في مثل هـذه الحـالات ، مـع الـزمن ، وإلى أن تصبح الإعاقـة كاملـة ، حتـى ولـو كـان تركيـز المعـوق منخفضـاً ، وبفرض أن كمية المعوق أكبر من كمية الإنزيم الموجـود . وفـى هـذه الحالـة لا يعبّر عن فاعليـة المعـوق بثابـت إتـزان ، وإنمـا يعبّـر عنهـا بثابـت سـرعة velocity constant . ويحدد قيمة هذا الثابـت ، الكميـة المعاقـة مـن الإنـزيم ، بفعل تركيز من المادة المعيقة في فترة زمنية معينة .

المعوقات اللاتنافسية : The Incompetitive Inhibitors

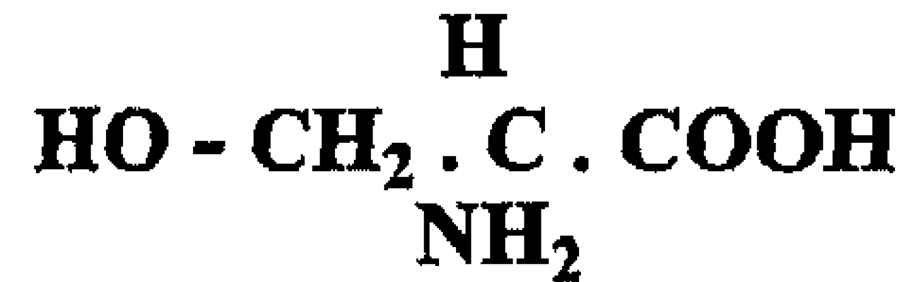
من المعلوم أن لكل جزئ بروتيني ، عدة مجموعات فعالة ، ، من أمثلتها مجموعة الكربوكسيل ($-COO^-$) ومجموعة السلفهيدريل (-SH) ، والمجموعة الأمينية ($-NH^+_3$) ، ومجموعة الهيدروكسيل (-OH) . وتوجد هذه المجموعات كسلاسل جانبية للأحماض الأمينية المكونة للبروتين . فأي من المواد التى لها القدرة على الإتباط بأى من هذه المجموعات ، يمكن اعتبارها معوقاً عاماً لجميع الإنزيمات ، أو على الأقل، لعدد كبير منها . ولا تشبه المعوقات اللاتنافسية مادة التفاعل فى البناء التركيبى . ولذلك فهى تعيق التفاعل وإستمرايته عند إرتباطها بالإنزيم ، فى أى جزء منه . ولا يشترط فى ذلك وجود مواضع نشطة حرة أو مرتبطة . وسواء كان الإرتباط هنا عكسياً أو غير عكسياً ، فإن نواتج التفاعل لا تتكون فى الحالتين . ومن الأمثلة الشائعة . لهذا النوع من المعوقات– المعوقات اللاتنافسية– وجود أيونات المعادن الثقيلة بتركيزات حرجة فى الخلايا النباتية ، مثل الفضة Ag^+ , الزئبق Hg^{++}

, الرصاص Pb^{++} ، فهى أيونات لها القدرة على الارتباط بعدد من هذه المجموعات ، وخاصة بمجموعتي الكربوكسيل والسلفهيدريل . وهى في نفس الوقت ، أيونات سامة لجميع الكائنات الحية • ولو أن وجود بعضا من هذه الأيونات ، بتركيزات منخفضة ، قد يكون ضرورياً لنمو النبات ، مثل النحاس Cu^{++} ، الزنك Zn^{++} ، الكوبلت Co^{++} ، بل وتعمل كمنشطات معدنية Metalo activators ، وكعوامل مرافقة Coenzyme لكثير من الإنزيمات . وعلى ذلك ، يمكن أن نقول أن سمية ، أو عدم سمية ، عنصر ما ، يعتمد على درجة تركيز هذا العنصر في بيئة نمو النبات •

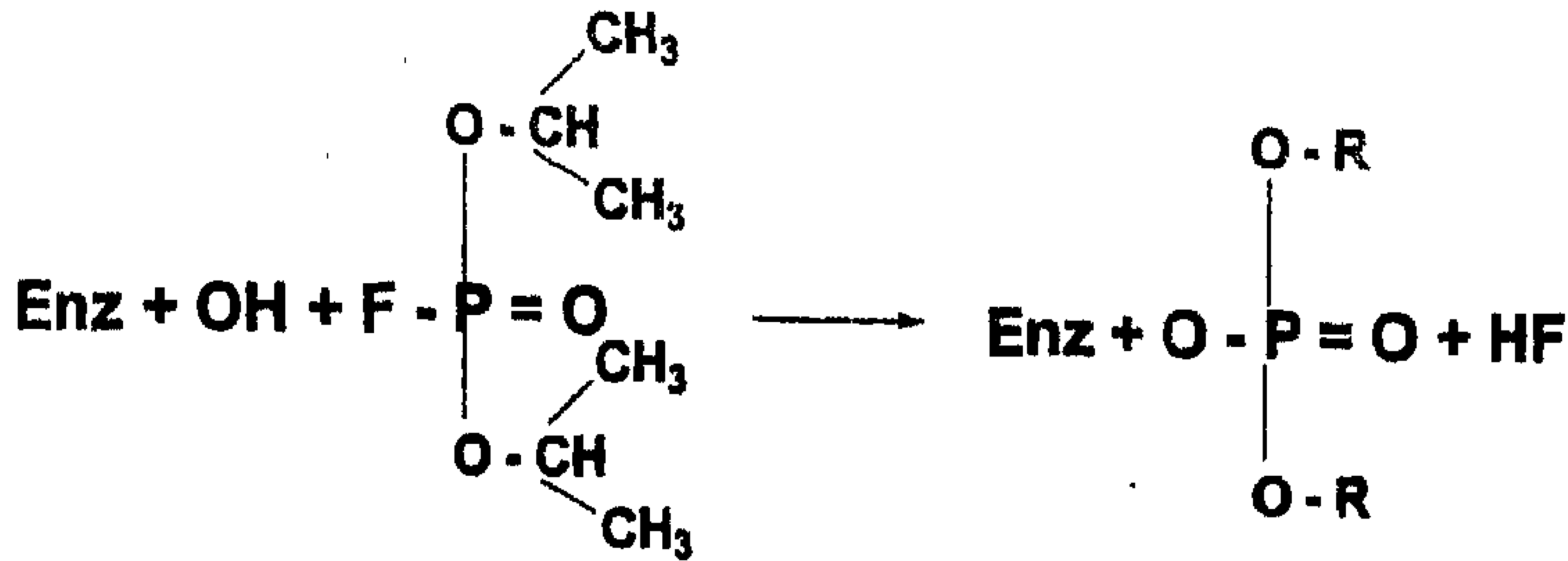
والمعوقات اللاتنافسية ، لا تشبه مادة التفاعل في بنائها التركيبي. وهى ذات طبيعة إرتباطية ، غير عكسية ؛ حيث ترتبط ، عادة ، بموضع من الإنزيم ، غير الموضع النشط ، في تفاعل إتزاني ، ولا يمكن إزاحتها عن الإنزيم بزيادة تركيز مادة التفاعل . ورغم أن الإرتباط بالإنزيم في غير الموضع النشط ، إلا أن المركب الوسطى ، الناتج عن ارتباط الانزيم مع مادة التفاعل ES ، لا يحدث له أى تحول كيماوي، أى لا يتكون نواتج تفاعل ، نظراً لتغير طبيعة الموضع النشط ، وكذا تغير شكل البروتين الإنزيمي ، نتيجة لإرتباط المعوق بالإنزيم •

.وقد ترتبط المعوقات اللاتنافسية بالمجموعات الفعالة النشطة بالإنزيم ، إرتباط عكسياً أو غير عكسى . وفى كلا الحالتين ، لا تتكون نواتج للتفاعل ، حيث تخلق معقدات غير قابلة للإنعكاس ، ومن الأمثلة الشهيرة ما يلي :

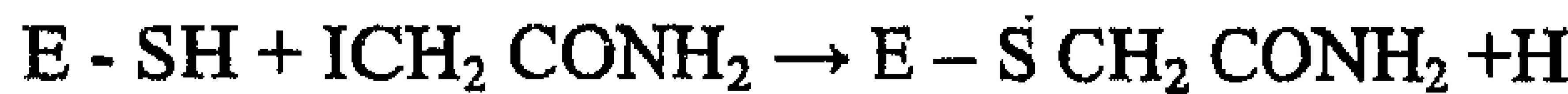
١- **مركب فلوروفوسفات ثنائي أيزوبروبيل ، diisopropyl-flurophosphate** : ويستخدم فى الحروب الكيماوية كغاز أعصاب ، وهو معيق نشاط إنزيم "acetyl choline esterase" ، عن طريق إرتباطه بمجموعة هيدركسيل حمض سيرين serine-OH



الفعالة بالإنزيم • فيتكون معقد خامل ، وغير قابل للإنعكاس ، هو استر ثنائي بروبيل فوسفات الإنزيم diisoprpylphosphoric ester of enzyme



٢- **أميد الخليك اليودي Iodoacetamide** : وهو يتفاعل بطريقة غير عكسية ، مع مجموعة السلفوهيدريل الحرة SH– وهى المجموعة الفعالة فى بعض الإنزيمات ، وهي ضرورية لنشاطها ، ويفيد ذلك فى الكشف عن مجموعات السلفهيدريل الحرة (SH-) فى الانزيمات التى تحتويها ، باستخدام أميد الخليك اليودى ، فإذا ما تم الارتباط لها – فى هذه الحالة – تكوّن مركب معقد غير قابل للإنعكاس حسب :


$$E - SH + ICH_2\ CONH_2 \rightarrow E - \dot{S}\ CH_2\ CONH_2 + H$$

٣- **مركبات السيانيد ، وكبريتيد الهيدروجين** : وهى معوقات لا تنافسية ، ترتبط بطريقة غير عكسية ، مع الأيونات المعدنية النشطة Metalo activators ، إذا كانت تمثل المجموعة الفعالة ، فى التركيب الإنزيمى ، والتي من شأنها أن تكوّن معقدات مع المعدن ، ومن أمثلة ذلك ، الإنزيمات المحتوية على الحديد ؛ كالبيروكسيديز والكاتاليز ، كما يمكن أن يعوق وجود الفلوريد fluoride أو الأوكسالات ، الإنزيمات ألتي تحتاج إلى المغنسيوم ، أو الكالسيوم ، أو الأيونات المشابهة ،

وقد ترتبط المعوقات اللاتنافسية ، بمواضع نشطة ، أو غير نشطة بالإنزيم ، بطريقه عكسية . وهى فى ذات الوقت ، لا تمنع إرتباط الإنزيم بمادة التفاعل ، وكلاهما فى حالة اتزان ، مع بعضهما البعض ، حسب :


$$E + S \rightleftharpoons ES \rightarrow E + P \qquad 1$$


$$E + I \rightleftharpoons EI \qquad 2$$





حيث أن : Enzyme = E , Substrate = S , Product = P ,

, Incompetition Inhibitor = I و EI و EIS ، معقدات غير نشطة .

ويفرض أن الإرتباط بأى من المعوق ، أو مادة لتفاعل ، فى المعادلات السابقة ، لا يؤثر على درجة تآلف الإنزيم ، فإن قيمة K_s ، وفقاً لقواعد ميكالس ، التي تفترض إنعكاسية الإرتباط ، بين الإنزيم والمعوق ، يمكن أن تعبّر عن ثابت إتزان لكل من التفاعلين ١ و ٣ . ويكون K_i هو ثابت اتزان للتفاعلين ٢ و ٤ . وبنفس الطريقة ، يمكن إستنباط معادلة ميكالس الآتية فى وجود معوق لا تنافسي.

$$V / 1 + \frac{1}{K}$$

$$V = K1 / 1 + \frac{Km}{S}$$

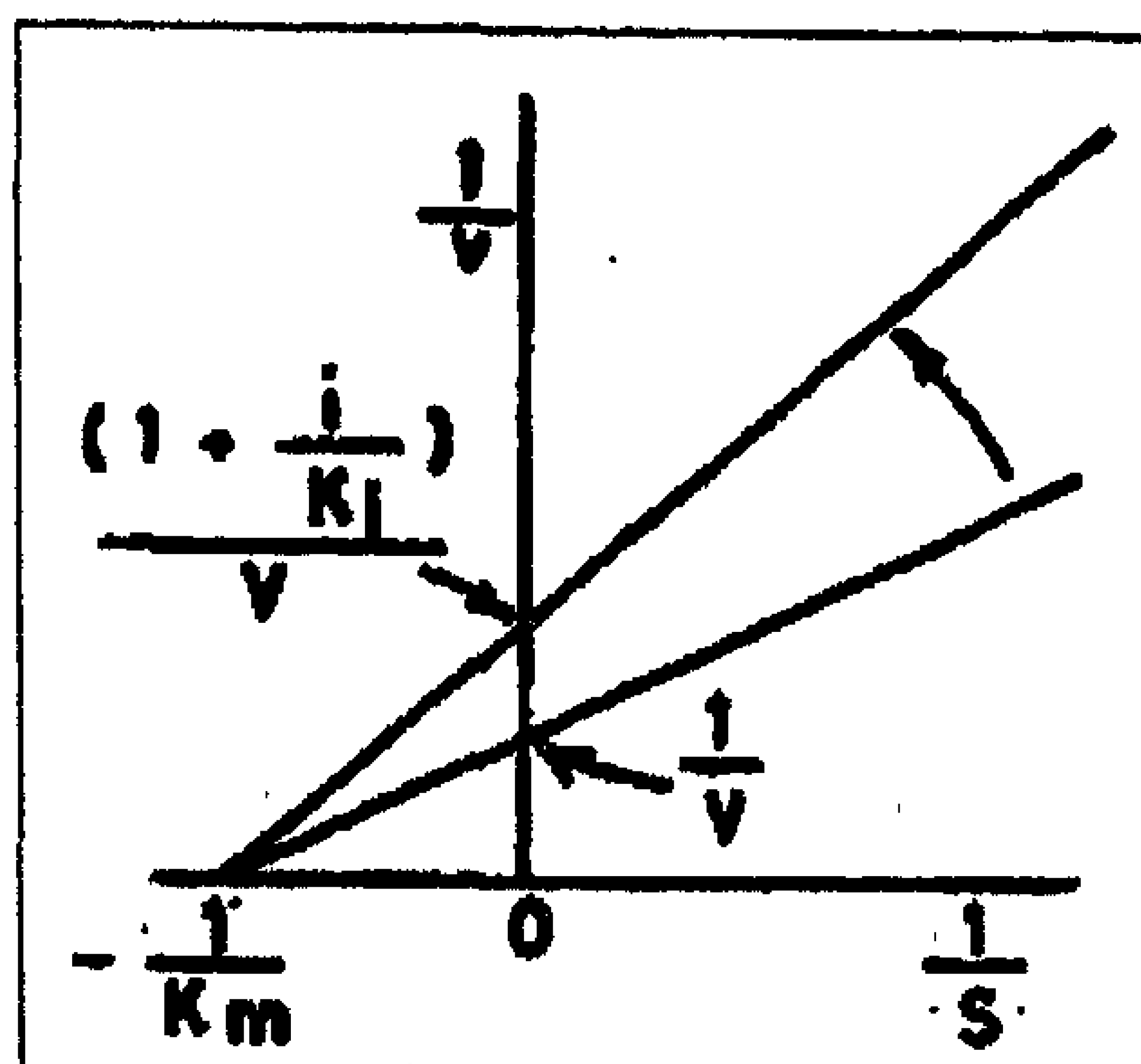
أى يكون معدل التفاعل الانزيمي كالآتى :

$$\therefore\ v = V / (I + \frac{Km}{S}) (1 + \frac{I}{Ki})$$

ويتبين من المعادلة ، بعد مقارنتها بالمعادلة الطبيعية ، دون وجود المعوق الإنزيمي ، عدم تأثر ثابت المعادلة k_m . و يصبح التأثير فقط ، هو خفض قيمة V ، بما قيمته ناتج القسمة على العامل $(1+\frac{i}{K_i})$. وفى جميع الأحوال ، ستكون قيمة V مساوية للصفر ، إذا أصبحت i لا نهائية ويكون مقلوب طرفي المعادلة معبّراً عن درجة تآلف الانزيم مع المعوق ، وتحسب العلاقة بينها كالآتى:

$$\frac{1}{V} = (1+\frac{i}{K_i}) + (1+\frac{i}{K_i})\frac{K_m}{V}.\frac{1}{S}$$

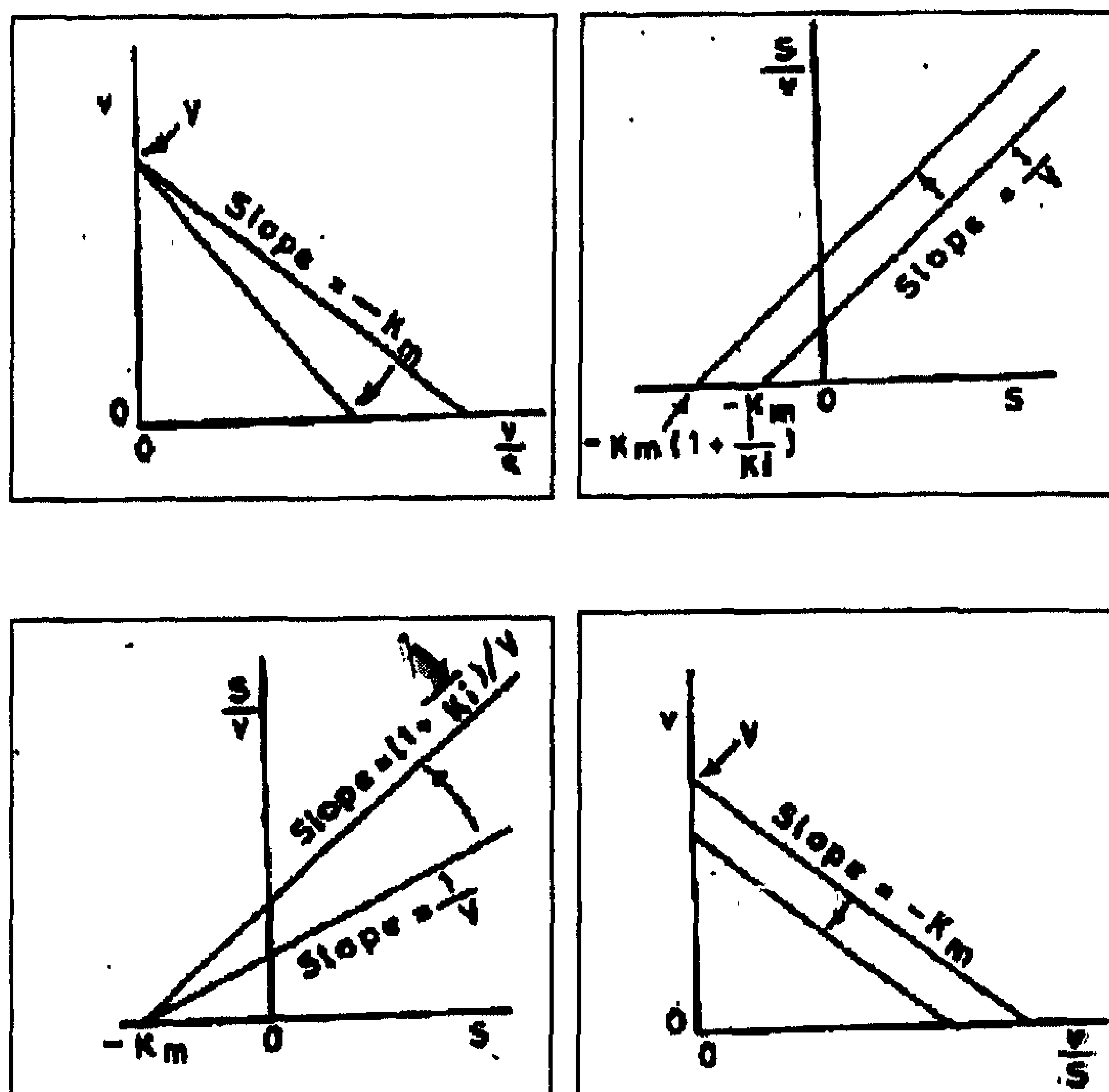
ويمكن توضيح هذه العلاقة ، أى بين $\frac{1}{V}$ و $\frac{1}{S}$ بالرسم البيانى الآتى :



ويتبين من الشكل أن نقطتي التقاطع مع المحور الرأسي ، فى عدم وجود المعوق ، وفي وجوده ، هما $\frac{1}{V}$ و $(1+\frac{i}{K_i})$ علي الترتيب . أما نقطة التقاطع مع المحور الأفقى فهي $-\frac{1}{K_m}$ في الحالتين .

كما يمكن إيضاح العلاقة بين تأثير معوق تنافسي ، وآخر لا تنافسي ، على الشكل البيانى السابق ، بإيجاد العلاقة بين $\frac{S}{V}$ و S ، وكذلك بين V و $\frac{V}{S}$ على الترتيب .

ولا يمكن استخدام قواعد ميكالس فى تفسير ومعالجة حالات الإعاقة التنافسية واللاتنافسية غير العكسية ، كما لا يمكن معالجتها وتحليل نتائجها ، أو التعويل عليها ، لأن هذه القواعد تفترض أن الإتحاد ، بين الإنزيم والمعوق ، هو إتحاد عكسى ، وهو ما لم يتحقق ، ويوضح ذلك الأشكال البيانية الآتية :



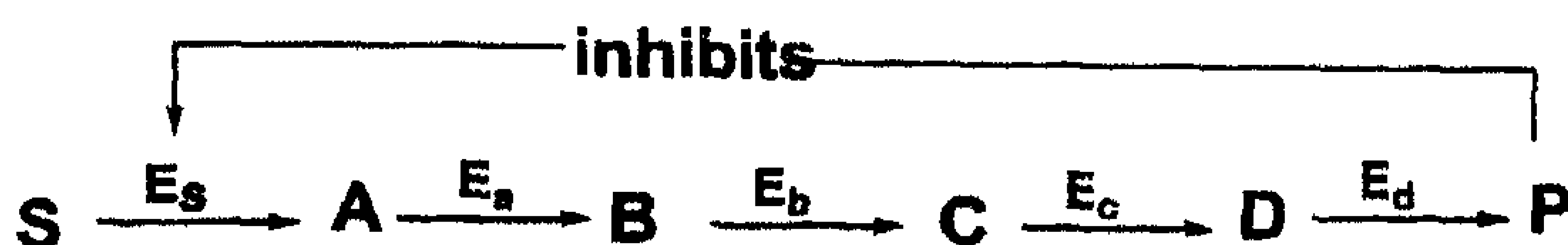
الإعاقة اللاتنافسية للناتج الأخير:

Incompetitive inhibition of the end-product , feedback ,or retro

بالرغم من أن " إعاقة الناتج الأخير Feed back inhibition " هي إعاقة غير تنافسية مع مادة التفاعل ، إلا أن المادة المعوقة ذات درجة تخصص مطلقة Absolute ، إذ لا يمكن لغيرها ، من المركبات المشابهة ، أن تسبب الإعاقة ، وذلك على خلاف لما يحدث ، عادة ، مع المعوقات اللاتنافسية والتي يكون فيها التخصص نسبياً Relative أو معدوما .

والتفاعلات الفردية ، ليست هي وحدها التي يعيقها الناتج الأخير. ولكن شأنها فى ذلك شأن تفاعلات لمسارات أخرى . فإذا إفترضنا سلسلة تفاعلات تبدأ من مادة تفاعل S ، وتنتهي بالناتج الأخير P ، وخلال هذه

السلسلة تتكون مركبات وسطية A ، و B ، و C ، و D ، كما يوضحه الشكل .



فإن تراكم الناتج الأخير P ، يعوق ، أو يمنع ، من إستمرارية مثل هذا المسار غالباً ، طبقاً لقانون فعل الكتلة • ولا تكون الإعاقة بين النواتج الأخيرة وقبل الأخيرة (P و D) كما هي الحال في إعاقة الناتج المعتاد في التفاعلات الفردية ، ولكنها تحدث عند موضع متقدم من المسار ، وغالباً ما يكون ذلك لإنزيم المرحلة الأولى (Es) بين S ، و A . وهكذا يعاق تخليق الناتج ، كما يعاق ، أو يمنع ، تخليق المركبات الوسطية المتأخرة التى تؤدى إليه ، وتظل هذه الإعاقة طالما ظل التراكم موجوداً بالخلية •

وفي مسارات التحول الغذائي المتفرعة ، قد يسبب وجود بعض المركبات الوسطية ، إعاقة الناتج الأخير ، للتفاعلات الفردية ، فيما بعد نقط تفرع المسارات ، حتى لا يعاق تخليق نواتج نهائية أخرى ، وعندما لا يتوافر سوي ناتج واحد فقط . وهى آلية تلجأ إليها الخلية الحية ، للتحكم في معدل وإتجاه سير التفاعلات الحيوية بها ، وتخليق المكونات الأيضية اللازمة لها ، وفق الحاجة إليها ، وحسبما تقتضية ظروفها ، المنعكسة عن وجودها فى حالة إتزان ديناميكي ، مع ظروف الوسط •

ويتضح من ذلك ، أن إعاقة الناتج الأخير ، ليست هى الإعاقة التنافسية البسيطة ، بل هي إعاقة لا تنافسية معقدة مع مادة التفاعل . ومن غير المتوقع ، فى هذه الحالة ، أن يكون تركيب الناتج الأخير مشابهاً لتركيب أى من المركبات الوسيطة ، التي تسبق تكوينه فى سلسلة التفاعل • لأن الناتج الأخير ، يرتبط بالإنزيم عند موضع مخالف ، أى غير الموضع المخصص فى الإنزيم لمادة التفاعل •وهو المعروف – أى موضع إرتباط الانزيم ،

بالناتج الأخير – بموضع التغير الفراغي allosteric site- "، والذى ينشأ عنه تغير في التركيب الفراغي لبروتين الإنزيم ٠ و الإنزيم المعاق Es ، في هذه الحالة ، هو الذى يعرف بإسم " الإنزيم المنظم- regulator or allosteric enzyme "

تقدير ثابت المعوق الإنزيمي التنافسي واللاتنافسى(K_i) في التفاعلات العكسية

يمكن تقدير ثابت المعوق Ki التنافسي ، أو غير التنافسي ، في التفاعلات العكسية ، رياضياً ، بأى من الطرق الشائعه الآتية :

أ- <u>بمعلومية تركيز المادة المعوّقة</u>

١- يحضر عدة تركيزات من مادة التفاعل ، ثم تجرى سلسلة قياسات لسرعة التفاعل الانزيمي ، مع هذه التركيزات ، في وجود ، وعدم وجود ، تركيز ثابت ، من المعوق المراد قياس درجة ثباته ٠

٢- ترسم العلاقة بين مقلوبي السرعة وتركيز مادة التفاعل ($\frac{1}{V}$ و $\frac{1}{S}$) ٠

٣- تحدد نقط التقاطع المناسبة في وجود المعوق ، وفي غيابه ، مع المحور الأفقى للعلاقة .

يلاحظ أن ، نقطتي التقاطع ، في وجود المعوق التنافسي ، وفي عدم وجوده ، هما على الترتيب $\frac{1}{K_p}$ و $\frac{1}{K_m}$ ، حيث Kp هو ثابت ميكالس ، في وجود المعوق بتركيز i ، وهو يساوي $K_m(1+\frac{i}{K_i})$.

أما فى المعوقات اللاتنافسية ، ستكون نقطتـــي التقـــاطع فـــى وجـــود المعـــوق ، وعدم وجوده ، هما علـــى الترتيـــب $\frac{1}{V_P}$ و $\frac{1}{V}$ ، حيـــث يمثـــل V_P الســـرعة القصوى في وجود المعوق ، ويساوي $V/(1+\frac{i}{K_i})$.

٤- تحسب قيمة K_i للمعوق التنافسي من العلاقة:

$$K_p = K_m(1+\frac{i}{K_i}) = K_m + \frac{K_{mi}}{K_i}$$

$$K_pK_i = K_mK_i + K_{mi}$$

$$K_i(K_P - K_m) = K_{mi}$$

$$K_i = \frac{K_{mi}}{K_p - K_m}) = \frac{i}{\frac{K_P}{K_m} - 1}$$

كما تحسب قيمة K_i للمعوق اللاتنافسي من العلاقة $V_P = \frac{V}{(1+\frac{i}{K_i})}$

$$\text{OR } V = V_P + \frac{V_{Pi}}{K_i}$$

$$VK_i = V_PK_i + V_{Pi}$$

$$K_i(V - V_P) = V_{Pi}$$

$$K_i = \frac{V_{Pi}}{(V - V_P)} = \frac{i}{\frac{V}{V_P} - 1}$$

ب- طريقة Hunter and Downs (1945) :

وتستخدم هــذه الطريقـــة فـــى حالـــة وجــود تركيــزات متباينـــة ، وغيــر منتظمة ، من مادة التفاعل ، والمعوق الانزيمـــي . ويـــتم ذلـــك بطريقـــة رياضـــية ، بحيث تقع جميع النتائج على خط واحد .

ففي حالة المعوقات التنافسية :

يتم حساب ثابت المعوق K_i من العلاقة :

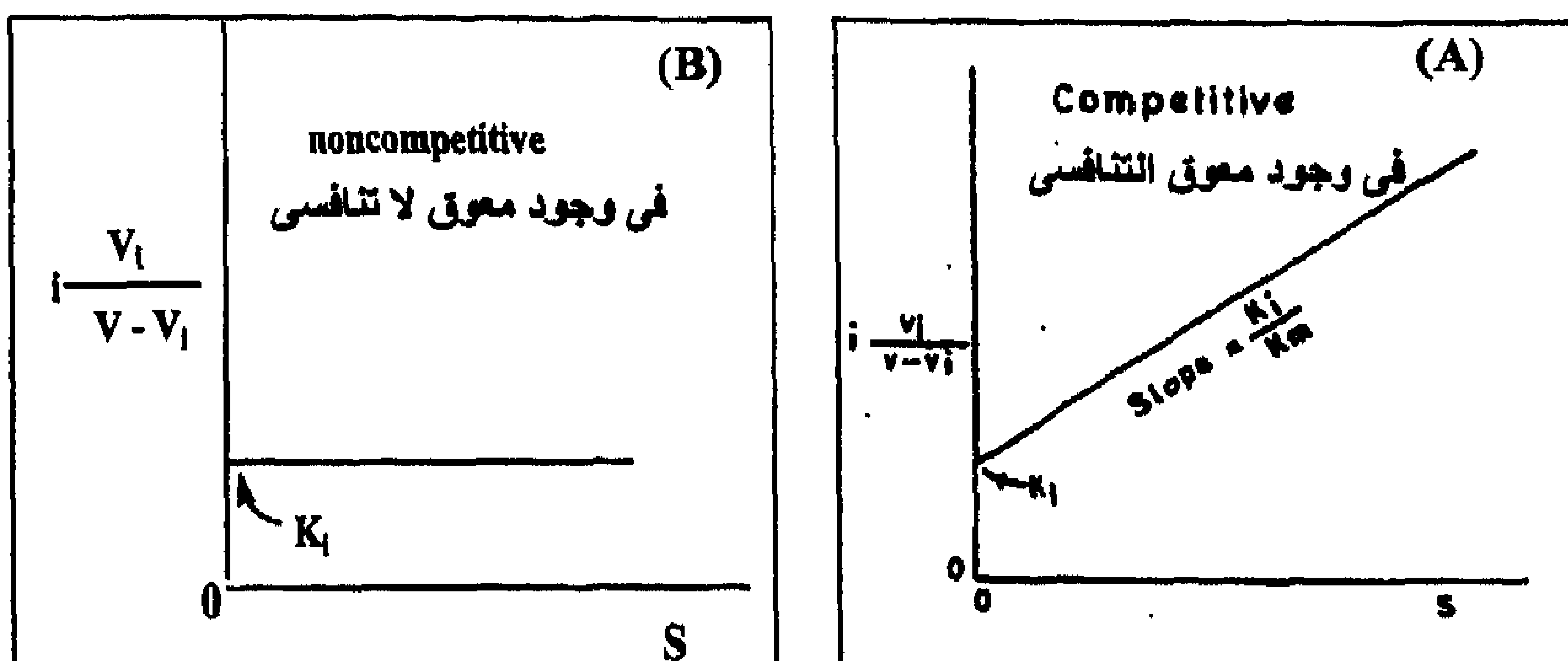
$$i\frac{V_i}{V-V_i}=K_i+\frac{K_i}{K_m}S$$

حيث Vi = السرعة فى وجود معوق و V = الســرعة فـــي غيـــاب المعـــوق ، مع نفس تركيز مادة التفاعل S .

ويتم التعويض عن قيمـــة v فـــى معادلـــة ميكـــالس ، بالقيمـــة $(V / (1+\frac{K_m}{S})$ ، وعـــن قيمـــة V_i بالمقـــدار $(1 + \frac{i}{K_i})$ $V / 1+\frac{K_m}{S}$ ، فـــى صـــورة معادلـــة ميكالس ، حال وجود معوق تنافســـي ، ثـــم ترســـم العلاقـــة بيانيـــاً بـــين الســـرعة $i\frac{V_i}{(V+V_i)}$ و تركيز مادة التفاعل S ، فيتكـــون خـــط مســـتقيم ، يكـــون ميلـــه K_i K_m ، وتقاطعة ، مع المحور الرأسي عند K_i .

وفي حالة المعوقات اللاتنافسية : يحتسب ثابـــت المعـــوق K_i ، بـــالتعويض أيضـــاً فى معادلة ميكالس ، وصـــورتها المعدلـــة ، فـــى وجـــود معـــوق تنافســـي حســـب العلاقة : $i\frac{V_i}{(V+V_i)}=K_i$ وهي علاقة مســـتقلة ، تمامـــاً ، عـــن تركيـــز مـــادة التفاعل ، ثم نرسم العلاقة بيانياً ، بين السرعة ، وتركيـــز مـــادة التفاعـــل ، فتظهـــر بشكل خط مواز للمحور الأفقى ، يقطع المحور الرأسى عند Ki .

وتوضح الرسوم البيانية الآتية العلاقة بين السرعة وتركيز مادة التفاعل ، فى حلتى وجود المعوقات التنافسية (A) واللاتنافسية (B) .



العلاقة بين السرعة ، وتركيز مادة التفاعل ، فى وجود معوق تنافسى (A) ، وآخر لا تنافسى (B)

المبحـــــــث الثانى

مواد النمـــو والتزهير

Growth Substances and Flowering

((منظمات النمو والتزهير))

((Growth Regulators and flowering))

الفصل الثانى عشر

ماهية مواد النمو النباتية ! Plant Growth Substances

- تقديم .
- منظمات و مواد النمو النباتية .
- منظمات ومواد النمو الإصطناعية .
- استخدامات منظمات النمو فى الزراعة .
- تقسيم منظمات النمو .
- مصطلحات مستخدمة فى الدراسة :

المنظمات النباتية – الهرمونات النباتية – منظمات النمو – هرمونات النمو – منظمات التزهير – هرمونات التزهير – الأوكسين – أصل الأوكسين – مضادات الأوكسين – المادة الغذائية – الفيتامينات .

الفصل الثانى عشر
ماهية مواد النمو النباتية !
Plant Growth Substances

تقـــديم :

من الثابت الآن أن معظم – إن لم يكن جميع – أوجه النشاط الفسيولوجى فى النبات تنظمها ، بل تتحكم فيها بالتثبيط أو بالتنشبط أو بالتحوير ، مجموعة من المركبات الكيماوية العضوية ، تختص بوظائف واضحة ، ومحددة ، فى عمليات تنظيم معدلات نمو الخلايا ، والأعضاءَ النباتية ، وتفاعلاتها الحيوية ، ووظائفها الفسيولوجية المختلفة . وقد أطلق عليها مجموعة المركبات الكيماوية الإضافية ، وذلك لتكونها بكميات محدودة للغاية ، و فى أماكن خاصة من الأنسجة النباتية ، ثم تنتقل لأماكن أخرى ، لكى تحدث تأثيرها الفسيولوجى . أو قد يلزم إمداد النبات وأنسجته بها ، كوسيلة لتنظيم معدلات النمو بالخلايا المختلفة ، حتى ينمو النبات بفطرته السوية التى فُطر عليها .

ويطلق على النوع الأول ، مصطلح المنظمات النباتية Plant Regulatores أو الهرمونات النباتية Plant Hormones ، وعلى النوع الثانى مصطلح الفتيامينات Vitamines . وتختلف الهرمونات النباتية عن الفيتامينات ، فى أن الأولى تتكون فى أماكن خاصـــــة تعرف بمراكز التخليق ، غالبا ، ثم تنتقل إلى أماكن أخرى تعرف بمراكز التأثير لكى يظهر تأثيرها الفسيولوجى بوضوح تنشيطاً أو إعاقةً أو تحويراً . أما الثانية ، فيعتقد أنها تعمل كعوامل مساعدة للإنزميات ، تتكون وتستهلك ، غالباً ، بعيداً ، أو فى نفس أماكن تخليقها . وهى تتخلق من بوادئ خاصة ، يمكن إمداد النبات بها من الخارج ، ولا تُظهر الفيتامينات نشاطاً إذا وجدت بمفردها.

ويشذ عن ذلك البعض ، فالثيامين (فيتامين B_{12}) يتكون فى الأوراق ، وينقل إلى الجذور ، حيث يستهلك بها .

كما تختلف الهرمونات عن الإنزيمات ، السابق شرحها فى المبحث الأول ، فى كون الأولى يبدو وأنها تستهلك فى التفاعل الكيماوى ، والثانية عوامل مساعدة عضوية حيوية ، تسرع من التفاعل ، وتخرج كما هى دون تغيير ، ولا تستهلك ووظيفتها الأساسية ، هى خفض قيمة طاقة التنشيط اللازمة لأى تفاعل كيماوى .

وتتشابه المواد الغذائية ، والهرمونات ، كثيرا فى صفات عدة ، ولكنها تختلف بصفة أساسية فى كونها مصدرا لطاقة النبات ، على عكس الهرمونات ، التى تنظم التفاعلات الحيوية ، لصالح النمو المتناسق ، والذى يوجد فى حالة إتزان ديناميكى ، مع ظروف الوسط المحيط .

ويرى البعض ، أن الهرمونات النباتية ، والفيتامينات ، والإنزيمات ، تمثل ثلاث مجموعات رئيسية للمنظمات الحيوية داخل النبات ، حيث تجرى ، تحت تأثيرها ، كل ما يحدث من تفاعلات حيوية ، دقيقة ومتناسقة ، وتنظيم سلوكها الفسيولوجى ، بل وبناء وتكوين خلاياها وتنظيم نموها وتكاثرها ، كما تعمل هذه المنظمات على تنظيم مختلف الأعضاء وتأهيلها لوظائف خاصة ، منوطة بها رغم تشابه كثير من تأثيراتها الفسيولوجية .

وعلى ذلك ، يمكن تعريف . المنظمات الحيوية ، بأنها العوامل والمؤثرات - الكيمائية الحيوية - التى تؤثر فى علميات النمو ، وكذا فى تنظيم العمليات الحيوية ، وهى تضم ، كما قلنا ، المجموعات الثلاث السابق الإشارة إليها .

منظمات النمو النباتية (الهرمونات) :

وتُعرف منظمات النمو النباتية Plant growth regulators أو مواد النمو النباتية Plant growth substances أو الهرمونات النباتية Plant hormones ، بأنها مجموعة من المركبات العضوية الإضافية ، الغير غذائية ، والتى تنتج بكميات ضئيلة ، فى أماكن معينة ، من الأنسجة النباتية ، ثم تنتقل خلال الأنسجة النباتية الحية

، إلى أماكن أخرى ، لكى تُحدث تأثيراً فسيولوجياً واضحاً ومحدداً . أى أن هذه المنظمات يمكنها أن تنشط ، أو تعيق ، أو تحور أى عملية فسيولوجية فى النبات .

هذا . . وقد ثبت وجود خمسة مجاميع هرمونية طبيعية ، داخل النبات ، هى التى تتحكم وتنظم نموه وسلوكه ، وهى الأوكسينات ، والجبريلينات ، والسيتوكنينات ، وحمض الابسيسيك ، والإيثيلين . وهى مواد تركيبية تختلف فى النشاط الفسيولوجى ، والتركيب الكيماوى .

وقد يحتوى النسيج النباتى الواحد ، على أكثر من هرمون ، فى نفس الوقت ، قد يرفع أو يشجع إحداها نشاط الآخر ، أو يظهره ، ويتعاونان معا، فيظهر التأثير المشجع Synergestic effect ، وقد يتضادان معا ، ويتنافسان ، فيظهر تأثير التضاد Antagonistic effect بينهما ، حيث يقلل إحداها نشاط الآخر . وتتم هذه التأثيرات بآليات وميكانيكيات خاصة . ومحصلة التأثير المشترك ، هى التى تظهر على نمط وسلوك النمو ، وتطوره ، بشكل ظاهر ، ومتناسق تماماً . و يتزامن هذا النمو المتناسق مع ظروف الوسط المحيط .

وقد دعت هذه الظواهر الباحثين إلى محاولة التعرف على كنه وطبيعة هذه المركبات ، ثم محاولة فصلها ، ودراسة كميائها ، وتأثيرها ، ثم محاولة تخليقها ، أو تخليق شبيهاتها ، فى المعمل . ونتيجة هذه الجهود ، على مر الزمن ، فقد اكتشف العديد من المنظمات النباتية الإصطناعية ، تباينت كثيراً فى تأثيراتها الفسيولوجية ، باختلاف الظروف التجريبية ، والنوع النباتى الواقع تحت الدراسة . وقد تم تصنيفها ووضعها فى مجاميع خاصة . وأطلق على كل مجموعة تعريف خاص بها . ولعل أبسط هذه التصنيفات هو تصنيفها ، من حيث التأثير على النمو أو الإزهار إلى :

منظمات ومواد النمو الإصطناعية : وهى مجموعة المركبات العضوية ، الإضافية ، الإصطناعية ، الغير غذائية ، وهى تتشابه كيماويا مع ما ينتجه النبات بكميات بسيطة فى أماكن معينة من الأنسجة النباتية ، ثم تنتقل خلال الأنسجة الحية ، لكى تؤثر على النمو بالتنشيط أو بالإعاقة أو بالتحوير . وقد أمكن فصلها ، ومعرفة تركيبها الكيماوى ، وتخليق أو تحضير شبيهاتها فى المعمل .

مواد أو منظمات التزهير : هى مجموعة المنظمات النباتية الإصطناعية ، التى تؤثر على التزهير بالتنشيط أو بالإعاقة أو بالتحوير أيضاً .

وعليه ، فإن مواد أو منظمات النمو ، تضم هرمونات النمو الطبيعية ، وهى مجموعة مواد النمو الطبيعية ، أو الغير مخلقة صناعياً ، والتى ينتجها النبات ، لكى ينظم بها معدلات نموه . ومواد النمو الإصطناعية ؛ مثل : المعوقات ، والمورفاكتينات ، ومبيدات الأعشاب والحشائش الضارة . أما هرمونات التزهير فهى مجموعة مواد أو منظمات التزهير الطبيعية الغير مخلقة ، التى تدفع تكوين مبادئ الأزهار ، أو تنشط أعدادها و نموها . أى أنها هرمونات طبيعية ، منظمة لعمليات التزهير . ولم يعرف بعد – بصفة قاطعة – ما يطلق عليه هرمون الإزهار الإصطناعى ، كما سيأتى بيانه .

وتختلف الهرمونات النباتية الطبيعية ، سواء كانت خاصة بتنظيم النمو ، أو بتنظيم التزهير ، والتى ينتجها النبات من أنسجته الخاصة ، عن الأوكسينات Auxins . حيث أطلق هذا المصطلح الأخير ، على مجموعة المنظمات النباتية التى أمكن فصلها من الأنسجة الحية النباتية ، ودرست بعناية ، على غلاف الورقة الأولى لنبات الشوفان Rye ، وأمكن معرفة تركيبها الكيماوى ، وتخليقها فى المعمل ، أو تخليق مشتقاتها .

ولتوضيح ذلك ، يمكن أن نقول أن إندول حامض الخليك مثلاً يعتبر هرموناً وأوكسيناً ، فى نفس الوقت ، لتكونه فى الأنسجة النباتية طبيعياً ، مع إمكانية فصله ومعرفة تركيبه الكيماوى ، وإمكانية تخليقه فى المعمل . كما كان أول هرمون نباتى أستخدم لدراسة إستطالة غمد ورقة بادرة الشوفان فى التجارب المبدئية لمنظمات النمو . و على العكس من ذلك ، لا يمكن إعتبار الكالين ، وهو مركب هرمونى ، أوكسيناً لأنه ، حتى الآن ، لم يعلن أحد معرفة تركيبه الكيماوى ، بدقة ، وعجزت الإمكانيات المعملية عن تخليقه صناعياً .

بيد أن الأوكسينات التى أمكن تخليقها فى المعمل ، كانت سبباً لتفسير الكثير من الظواهر الفسيولوجية الخاصة بالنمو ، والمشاهدات العملية الخاصة بالتحولات الغذائية ، وظروف تغذية النبات . ومن ثم فإن التمييز بين الهرمونات النباتية – بوجه عام – أمر ذو أهمية خاصة عند دراستها وتصنيفها . ودراسة أثرها الفسيولوجى . فقد

يطلق على مركب ما هرموناً ، وقد يطلق عليه نفسه فيتاميناً فى ذات الوقت . وتعتمد التسمية هنا ، على منشأ وطريقة إمداد النسيج النباتى به . فعلى سبيل المثال ، يمكن اعتبار فيتامين B هرموناً إذا وجد طبيعياً فى الأنسجة النباتية الخضرية الكاملة ، وذلك لقدرة هذه الأنسجة على تخليقه ، فى حين يعتبر هو نفسه ، بالنسبة لمزارع الأنسجة النباتية ، فيتاميناً لضرورة إمداد المزرعة به من الخارج .

إستخدامات منظمات النمو فى الزراعة :

تتعدد ، وتتنوع ، إستخدامات منظمات النمو فى الزراعة ، نظراً لتعدد المجموعات التابعة لها ، وإختلاف تأثيراتها الفسيولوجية . وقد قسمت المجموعات التابعة لمنظمات النمو إلى المجاميع الآتية : الأوكسينات – الجبرلينات – الكينتين – هرمونات الجذور – هرمونات سكون البراعم –هرمونات تكوين الأبصال والدرنات – الإيثلين والمواد الأخرى التى تسبب نضج الثمار – مثبطات النمو – معيقات النمو والمورفاكتينات – و هرمونات الإزهار . ولكل من هذه المجاميع إستخداماتها الفسيولوجية الخاصة ، حيث تؤثر على النبات بدءً من الإنبات وحتى نضج الثمار .

ولعل أهم هذه الاستخدامات ما يلى :

<u>١ – التأثير على نمو النبات</u> :

ويتم ذلك من خلال تأثيرها على العمليات الفسيولوجية التالية :

أ) إنقسام الخلايا . ب) إستطالة الخلايا ، وزيادة مرونة جدرها . جـ) تغيير منحنيات النمو ، مثل : الإسراع فى النمو الخضرى و تشجيع ، أو تثبيط ، نمو الأفرع الجانبية . د) التأثير على معدلات الإمتصاص ، التنفس ، التخليق الضوئى ، وتخليق الصبغات النباتية .

<u>٢ – التأثير على كمية المحصول :</u>

ويتم ذلك من خلال التأثير على :

أ) زيادة نسبة عقد الثمار وتنظيمها . ب) زيادة حجم الثمار . جـ) منع التساقط. د) مقاومة الحشائش والأعشاب الضارة المنافسة للمحصول الأصلى .

٣- التأثير على نوعية و جودة المحصول أوتحسين صفاته :

ويتم ذلك من خلال التأثير على :

أ) التبكير أو التأخير في النضج . ب) الاسراع فى تلوين الثمار .

جـ) تقليل الفقد فى المحتوى المائى . د) الإنضاج الصناعى لبعض الثمار .

هـ) انتاج ثمار بكريه ، خالية من البذور .

٤- كسر طور السكون فى البذرة والكمون فى البراعم .

٥- كسر السيادة القمية .

٦ - تنظيم الإزهار فى النبات .

٧- إخراج بعض الأشجار من طور الراحة - والتحكم فى ظاهرة تبادل الحمل فى أشجار الفاكهة .

٨ - التحكم فى مقاومة الحشائش .

٩ - التغلب على بعض الظروف القاسية ومقاومتها ، مثل :: الجفاف ، والملوحة ، ودرجة الحرارة ؛ إنخفاضاً أو إرتفاعًا .

١٠ - التحكم فى تساقط الأوراق ، والأزهار .

١١- توفير تكاليف عملية التقليم .

تقسيـــم منظمات النمو

أولاً : التقسيم من حيث تكوينها داخل النبات . وهو التقسيم الأفضل ، وتقسم إلى :

أ) مواد تخلق طبيعياً فى النبات ؛ وتعرف بالهرمونات النباتية ، وهى تتكون غالباً ، فى القمم النامية ، ثم تنتقل قطبياً أو قاعدياً إلى أجزاء النبات الأخرى ، حيث أماكن تأثيرها ، وهى تحدث تأثيراً فسيولوجياً واضحاً ومحدداً ومنها :

١- الأوكسينات الطبيعية . ٢- الجبريلين .

٣- السيتوكينين ، والكينيتين . ٤- هرمونات الأبصال والدرنات .

٥- هرمونات الجذور . ٦ - هرمونات البراعم الساكنة .

٧ - حمض الأبسيسيك . ٨ - مضادات الأوكسين .

٩ - الإيثيلين ومواد نضج الثمار .

ويأتى نمو وتطور النبات كنتيجة طبيعية لمحصلة تأثيرات هذه الهرمونات جميعاً .

ب) مواد مخلقة (مصنّعة)

وهى عدد كبير من مشابهات الهرمونات النباتية الطبيعية ، والتى أمكن فصلها من النبات ، ومعرفة تركيبها الكيماوى ، وتخليقا صناعيا ؛ هى ومشتقاتها فى المعمل . للإستفادة بها فى نواحي الإنتاج الزراعى المختلفة . وتشمل أنواع عدّة ، ضمت إلى المجموعات السابقة ، بالإضافة إلى :

١- مبيدات الحشائش . ٢- مؤخرات ومعيقات النمو والمورفاكتينات .

ثانياً: التقسيم من حيث تأثيرها على النمو :

أ) مواد منشطة للنمو . وتشمل :

الأوكسين (بتركيز منخفض) - الجبريلين - الكينتين (بتركيز منخفض) .

ب) مواد معيقة و مثبطة للنمو وتشمل :

الأوكسين بتركيز مرتفع - الكينتين بتركيز مرتفع - مبيدات الحشائش - مواد التساقط .- مؤخرات النمو - مثبطات النمو - مضادات الأوكسين - و الإيثلين .

مصطلحات مستخدمة فى الدراسة

(١) المنظمات النباتية Plant Regulators :

مركبات عضوية ، غير غذائية ، تؤثر على النمو ، بالتثبيط أو الإعاقة أو بالتحوير أو بالتنشيط ، لأى عملية فسيولوجية داخل النبات .

(٢) الهرمونات النباتية Plant Hormones :

هى منظمات أو مواد تتكون داخل النبات ، وتنظم العمليات الفسيولوجية ، بتركيزات منخفضة ، وعادة ما تنتقل من مناطق تكوينها فى النبات ، إلى أماكن تأثيرها .

(٣) منظمات النمو Growth Regulators : وتعرف أيضا بمواد النمو النباتية Plant growth substances :

هى مجموعة المركبات العضوية الإضافية ، الغير غذائية ، التى تؤثر على النمو بالإعاقة أو بالتنشيط أو بالتحوير .

(٤) هرمونات النمو Growth Hormones : هى الهرمونات الطبيعية التى تنظم النمو .

(٥) منظمات التزهير Flowering Regulatores : هى المنظمات التى تؤثر على الإزهار .

(٦) هرمونات التزهير Flowering Hormones : هى الهرمونات الطبيعية التى تدفع تكوين مبادئ الأزهار ، أو تنشط نموها .

(٧) الأوكسين Auxin مصطلح عام : يطلق على المركبات التى تتميز بقدرتها على دفع الخلايا إلى الإستطالة . رغم أن لها تأثيرات أخرى بجانب الإستطالة ، إلا ان الأخيرة تعتبر التأثير الحرج للأوكسين . وهى مركبات تماثل فى تأثيرها الفسيولوجى إندول حمض الخليك Indol Acetic Acid (IAA) . وتتميز بأنها أحماض حلقية غير مشبعة أو مشتقات من هذه الأحماض . وعادة يطلق لفظ الأوكسين على الهرمونات النباتية التى أمكن فصلها من النبات ، ومعرفة تركيبها الكيماوى ، وتخليقها فى المعمل . ودرس تأثيرها على إستطالة غمد ورقة بادرة الشوفان .

أصل الأوكسين Auxin Precurser : وهى المركبات التى يمكنها أن تتحول داخل النبات إلى الأوكسين ، أو الهرمون .

مضادات الأوكسين Anti auxins : هى المركبات التى تعوق ، بالمنافسة ، تأثير الأوكسين فى فعله .

المادة الغذائية Food substances : مواد عضوية ، أو غير عضوية ، تستخدم كمصدر للطاقة ، أو تدخل فى تكوين جسم النبات .

الفيتامينات Vitamines : تشبه الهرمون فى تركيبه ، ولكنها تعطى للنبات من الخارج .

الإنزيمات Enzymes : مركبات عضوية تعمل كعامل مساعد فى النظام الحيوى ، وظيفتها خفض قيمة طاقة التنشيط اللازمة لأى تفاعل كيماوى . ويبدو أن الهرمون يستهلك فى التفاعل بينما لا يستهلك الإنزيم .

الفصل الثالث عشر

الأوكسينات Auxins

- اكتشاف الأوكسينات .
- وجود وتوزيع الأوكسين داخل النبات .
- مصادر الأوكسين .
- صور وجود الأوكسين فى النبات .
- مركبات الأوكسين .

الفصل الثالث عشر

الأوكســـــينات Auxins

إكتشاف الأوكسينات Discovery of Auxins :

إرتبط إكتشاف الأوكسينات بالدراسات القديمة على استطالة ونمو غلاف ورقة الشوفان ، حيث دونت عدة ملاحظات على أن نمو الغلاف فى المراحل الأولى من حياة البادرة ، كان نتيجة لاستطالة خلاياه فى المنطقة الوسطى منه ، ثم تستطيل الورقة من داخل غمدها ، ثاقبة قمة الغمد ، وبمجرد نفاذ الورقة ، يتوقف نمو الغمد تماماً . كما دونت ملاحظات أخرى أوضحت أن إزالة قمة الغلاف بسمك ملليمتر واحد ، أو أقل ، أدى إلى منع إستطالة خلايا الغلاف ، وتوقفه عن النمو .

وأنه بإعادة الجزء المقطوع إلى مكانه ، عند القمة ، إستعادت خلايا الغلاف قدرتها على الإستطالة . وأشارت المدونات ، إلى أن أول من اقترح وجود منظمات نمو هرمونية ، فى النبات ، هو الباحث الفرنسى ساكس Saks سنة 1859 م . حيث إفترض وجود أعضاء فى النبات ، منتجة لهذه الهرمونات ؛ وهى الأوراق . ثم تنتقل إلى أسفل ، فى أنسجة النبات ، لكى تحدث تأثيرها الفسيولوجى ، الواضح والمحدد ، داخل النبات .

وفى العام 1880 م لاحظ Charles Darwin الإنجليزى أن تعرض غمد أوراق حشيشة الكناريا *Phalaris Canariensis* للضوء من جانب واحد ، أدى إلى إنحناء الغمد ، تجاه مصدر الضوء ، وعندما قام بتغطية قمة هذا الغمد ، بصفيحة غير منفذة للضوء ، إختفى هذا التأثير ، وإستقام الغمد فى نموه الرأسى ، دون إنتحاء ضوئى . وإقترح Darwin وجود مادة ما ، أو أكثر ، فى قمة الغمد ، تنتقل قاعدياً ، وتسبب هذه الاستجابة الضوئية .

ثم نشر داروين سنة 1900 م كتابة ، عن قوة الحركة فى النبات ، وركز فيه عما أسماه بالحركة والإحساس فى النبات ؛ أى إستجابة النبات لمؤثرات البيئة المختلفة ، ودرس تأثير الجاذبية الأرضية ، والضوء من جانب واحد ، على حركة نبات حشيشة الكناريا ، والتى تتميز بوجود غمد يغطى نمو الورقة الأولى . ووجد أن غمد الريشة يستجيب للضوء من جانب واحد ، ويتحرك تجاه الضوء وهو ما عرف بالإنتحاء الضوئى ، كما أنها تستجيب سلباً للجاذبية الأرضية بعيداً ، بينما يستجيب الجذر للجاذبية الأرضية بشكل إنتحاء أرضى موجب ، أى نموه تجاه مركز الأرض . وقد إقترح هذا الباحث أن نمو النبات يؤدى إلى تراكم مواد معينة مختلفة فى الشحنة ، وأن تأثير الضوء والجاذبية على الإنحناء ، فى الجذر والساق ، يكون عن طريق القمة النامية ، والتى ينتقل تأثيرها إلى بقية أجزاء النبات .

وأيدت نتائج Boysen and Jensen (1910 – 1914م) ، نتائج داروين ، التى حققها عام 1880 م ، على نبات الشوفان ، حيث قاما بنزع غمد الورقة وتركاها جانباً ، ثم قاما بتعريض الغمد الورقى ، دون قمته ، للضوء من جانب واحد ، فلاحظا عدم إستجابة الغمد للضوء . وعندما أعادا قمة الغمد إلى موضعها الأصلى ، مرة أخرى ، إستجاب الغمد لأثر الضوء ، وتم إنحناؤه وجهته ، حتى ولو وضعت قطعة من الجيلاتين بين الغمد المقطوع ، وقمته المفصولة . وبذلك أكدت تجاربهما ما سبق أن إقترحه Darwin ، من أن ظاهرة الإنتحاء الضوئى لا تتضح عند إزالة قمم بادرة الشوفان ، وبإعادة هذه القمة عاودت البادرات النمو والاستجابة للضوء مرة أخرى . وأضافا أن قمة غمد الورقة تحتوى على مادة ما ، أو أكثر ، هى التى يتسبب عنها حدوث الإنتحاء . كما أضافا أن هذه المواد يمكنها المرور، أو العبور ، خلال قطعة الجلاتين الغير حية .

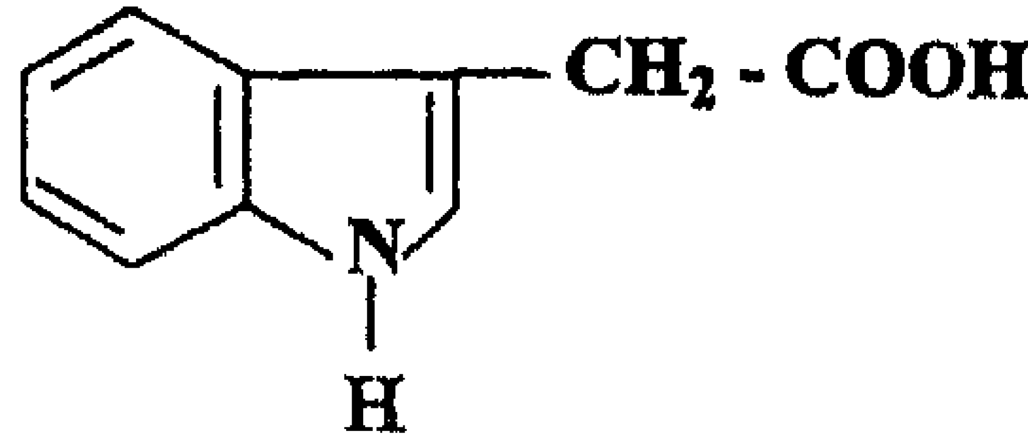
وفى الفترة بين عامى 1914 – 1918 م قام Baal بإعادة تجارب Boysen and Jensen وتكرارها ، فى الظلام ، مع إعادة وضع القمة المفصولة على أحد جانبى الغمد . ولاحظ إنحناء الغمد فى كلا الحالتين ، وفسر ذلك بحدوث إستطالة خلايا الجانب الذى يقع تحت قمة الغمد بمعدل أكبر ، من الجانب البعيد ، نتيجة إنتقال مثل هذه المواد قطبيا ، وليس جانبياً . وأعلن أن قمم النبات هى مراكز عمليات

تنظيم النمو ؛ أى أنها مراكز تكوين منظمات النمو ؛ وأضاف أن عملية الإنحناء التى حدثت فى البادرة ، ترجع – عادة – إلى إختلال توزيع هذه المواد على جانبى أنسجة البادرة . وبناء على ذلك ، أصبح معروفاً أن هناك مادة ، أو مواد ، ذات تأثير هرمونى منظم ، توجد فى أنسجة النبات ، وتنتج هذه المادة فى القمة النامية ، ويمكن إستخلاصها من هذه القمم النامية ، لتؤدى نفس العمل ، على نباتات أخرى .

وبين عامى 1926 ، 1928 م حاول الألمانى Went ، فصل هذه المواد ، بإستخدام مكعب آجار ، والتأكد من تأثيرها ، بإستخدام إختبار إنحناء غمد بادرة الشوفان ، كما أعاد تجارب Paal التى أجراها عام 1919 م ، للتأكد من إنتقال هذه المواد قطبياً ، وليس جانبياً . حيث قام بفصل قمة غمد الورقة موضع الدراسة ، ووضعها على قطعة من الآجار ١ – ٢ % ، وبعد فترة ، أعاد وضع قطعة الآجار على إغماد الأوراق المقطوعة القمة ، وتحصل على نفس النتيجة ، واستنتج ما سبقه به كل من Darwin عام 1880 م و Paal عام 1919 م ، من أن قمة غمد الورقة هى مصدر مادة ما ، أو أكثر ، هى التى تسبب أثرها الفسيولوجى ، الواضح ، فى إستطالة الخلايا ونموها . وأن هذه المواد تنتقل قطبيا ، أى قاعدياً ، ولا تنتقل جانبيا ، ويمكن تجميعها فى قطع من الآجار ، ولكنه عجز عن إستخلاصها ، لتكوينها بكميات ضئيلة للغاية فى قمة الغمد ، علاوة على ضعف طرق الإستخلاص ، والفصل ، فى ذلك الوقت .

وفى عام 1934 م قام Kgl الألمانى ومساعدوه ، بمحاولات عديدة لإستخلاص هذه المواد ، من مواد نباتية ، وحيوانية ، والتعرف على كنه وطبيعة هذه المادة ، وحاولوا معرفة تركيبها الكيماوى ، كما قاموا بمحاولات تخليقها معمليا ، وبالإستعانة بطريقة Went ، تمكن Kgl من فصل مادة منظمة للنمو من يوريا بول الإنسان ، أطلق عليها إسم أوكسين A وأسموها Auxin triolic acid . وبتوالى البحث أمكنهم إستخلاص مادة هرمونية ، من جنين حبة القمح ، لها نفس التأثير ، ولها تركيب مشابه لتركيب أوكسين A . أطلقوا عليها إسم أوكسين B ، وتركيبه الكيماوى أوكسين ألونيك أسد Auxin Olonic acid . وبالرغم من ذلك ، فلم يتمكن Kgl من فصل أى من المادتين مرة أخرى .

وبإستخدام القمة النامية تمكن باحثون آخرون ، من فصل مادة هرمونية تنتقل قطبياً سميت Heteroauxin ، وهى التى عرفت ، فيما بعد ، بأندول حامض الخليك IAA ، حيث تم فصلها على صورة بللورية نقية ، من مصادر مختلفة ، وإستخدمت فى العديد من التجارب .



Indol Acetic Acid (IAA)

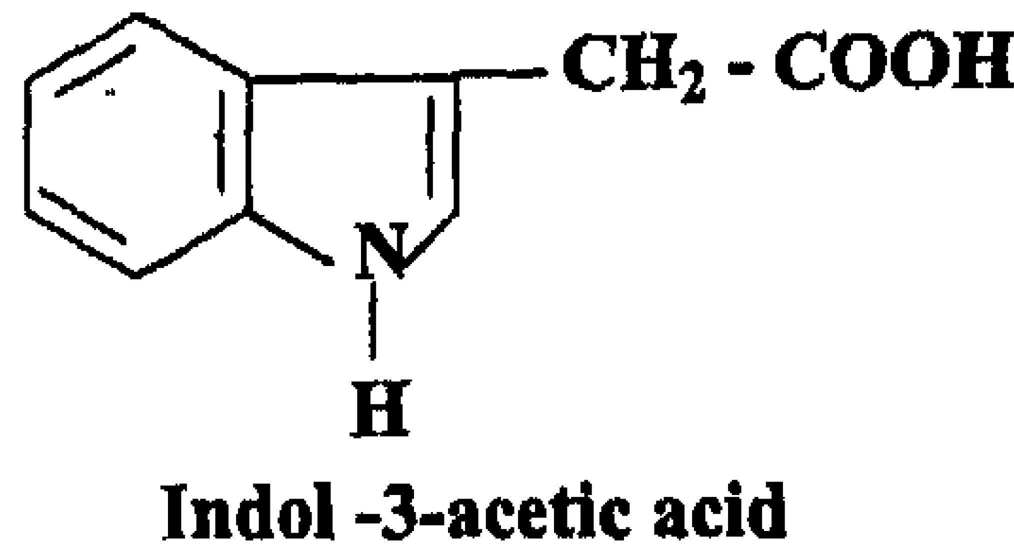
و فى عام ١٩٥٩ م وجد الألمانى فهلنج ، أن وجود البروتوبلازم ، ليس شرطاً ، لإنتقال هذه المواد ، كما لاحظ وجود مادة لا تتأثر بالحرارة المرتفعة ، تتكون فى أزهار الأوركيدات أثناء عملية التلقيح ، وتسبب إنتفاخ المبيض ، وذبول الأزهار . كما وجد ، أيضا ، أن المستخلص المائى لحبوب اللقاح ، يشابه فى تأثيره حبوب اللقاح نفسها ، أثناء عملية التلقيح . حيث تسبب إنتفاخ المبيض ، وذبول الإزهار، إلا أنها لا علاقة لها بإحداث الإخصاب . وبقى السؤال عن كيفية حدوث الإنتحاء الضوئى وإنتقال المؤثر الهرمونى ، دون إجابة شافية .

هذا . . . وقد أصبح من المؤكد ، الآن ، أن الأوكسينات توجد فى جميع الأنسجة النباتية الحية للنباتات الدنيئة والراقية ، فهى توجد فى الكائنات الدقيقة ، مثل : البكتريا ، والفطريات ، والميكرريزا المنتشرة على جذور وعقد نباتات عاريات البذور ، كما توجد فى أنسجة جميع أفراد المملكة النباتية ، كالطحالب ، والجزازيات، والسراخس ، وعاريات ومغطاة البذور . كما أصبح من المؤكد ، بعد توالى الأبحاث ، أن هذه المواد الأوكسينية تتكون ، بصفة أساسية ، فى القمم النامية للجذور ، والسوق ، والأفرع الجانبية ، كما توجد فى قمة غمد الريشة ، لذوات الفلقة الواحدة ، كالشوفان ، والذرة ، وغيرهما .

وتتخلق الأوكسينات فى منشآت الأوراق والبراعم ، من خلايا منطقة الكوربس Corpus . ولم يعرف بعد عما إذا كانت خلايا طبقة التونيكا Tonico ،

تشترك في ذلك من عدمه . كما تم التأكيد على أن الأوكسينات تنتقل قطبيا لكي تحدث تأثيرها الفسيولوجي ، في أماكن التأثير ، بعيداً عن أماكن التخليق . وأن أندول حمض الخليك IAA ، أو أي من المركبات التي تتحول إليه بسهولة ، إنزيما ، هو الأوكسين الطبيعي الوحيد ؛ أي الذي يتكون طبيعيا في النبات . وأن النشاط الفسيولوجي ، يرجع إليه نفسه ، وليس إلى المركبات الأخرى ، التي يمكنها التحول إليه ، مثل : أندول أسيتالدهيد ، أو الإندول أسيتونيتريل ، فالأخيرة لا يظهر لها أي نشاط فسيولوجي ، قبل تحويلها إلى الصورة الفعالة لإندول حمض الخليك .

مما سبق ، يتبين أن الأوكسينات ما هي إلا مواد عضوية غير غذائية ، تتميز بقدرتها على دفع الخلايا إلى الإستطالة ، إذا أستخدمت بتركيزات منخفضة . وأن إندول ٣- حمض الخليك هو أكثر الإندولات شيوعا وهو الأوكسين الطبيعي الذي يتكون في معظم أنسجة النبات ، وربما قد يكون هو الأوكسين الوحيد الموجود في الأنسجـــة النباتية ، ويتكون بصورة طبيعية ، كناتج للنشاط الفسيولوجي و تركيبه الكيماوي هو :



Indol -3-acetic acid

وجود وتوزيع الأوكسين داخل النبات : Auxin distribution in the plant

تتكون الأوكسينات بمناطق محددة من جسم النبات ، أهمها القمم النامية للسوق ، والأفرع الجانبية ، و قمم الجذور ، وكذلك الأوراق الحديثة التكوين ، ومنها تنقل إلى باقي أجزاء النبات وأعضائه . وقد يتكون الأوكسينيات في الأوراق البالغة ، بكميات ملحوظة ، إلا أن الكميه التي تنتقل من هذه الأوراق البالغة محدودة للغاية ، بدرجة يمكن إهمالها . ويوجد أعلى تركيز من الأوكسينات في القمم النامية للسوق ، والبراعم ، والأوراق الحديثة ، ثم يليها المنطقة الواقعة تحت القمة النامية مباشرة ويتناقص التركيز تدريجيا ، كلما بعدنا عن القمة ويوضح الجدول التالي الإختلافات

الظاهرة بين تركيز الأوكسين المستخلص من نبات البسلة وبعض من أجزائه وعلاقة ذلك بتركيز النيتروجين حسب Moor , 1969 :

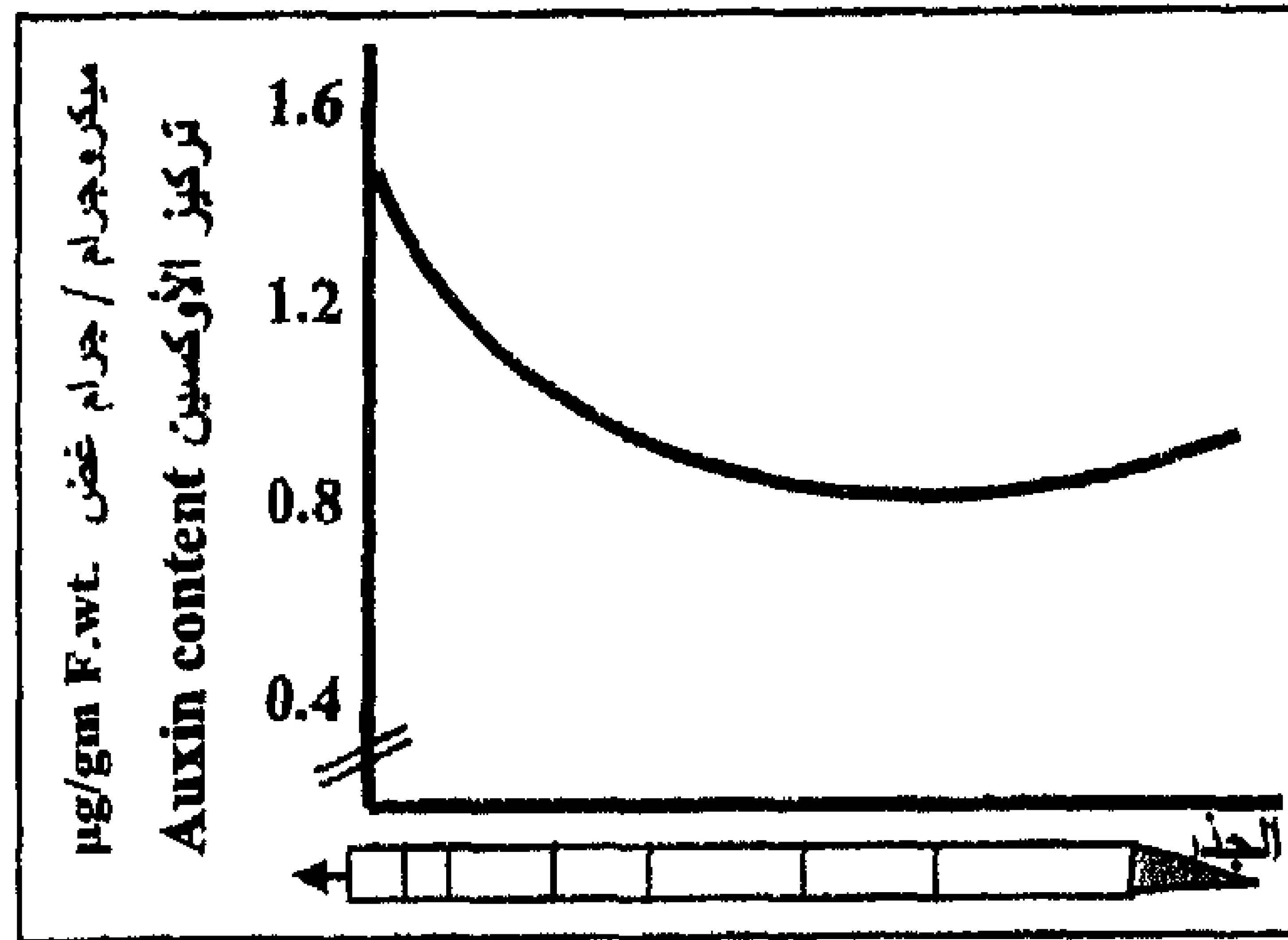
الجزء النباتى	الوزن الغض بالجرام g F.Wt	المحتوى الأوكسينى المستخلص ng IAA /g F.Wt/2h	المحتوى النيتروجينى mg N/g F.Wt
البرعم الطرفى	٢٤	٦١,١	٦,٣
الساق أعلى العقدة الأولى	٩٨	٤٠,١	١,٥
الأوراق أعلى العقدة الأولى	٧٧	٥١,٧	٤,٩
قمة المجموع الخضرى أعلى العقدة الأولى	٣٠٥	٣٨,٩	٣,٥
الساق دون العقدة الأولى	٤٧٨	١٩,٢	٠,٦
قمة الجذر الأصلى حتى ٢ سم	٥٤٥	١٠,٢	١,٦٠
البذور المتميزة	٣٤	٧,٧	٠,٩٠
	—	٨٩,٢	—

و يختلف توزيع الأوكسين داخل النبات باختلاف العضو النباتى ، كما يختلف هذا التوزيع ، أيضا ، بإختلاف مراحل نموه ، وفصول العام . ويتناسب ذلك تماماً مع نشاط إنزيم أكسدته IAA oxiddase ، والعلاقة هنا علاقة عكسية .

وعلى العموم ، يوجد التركيز الفعال من الأوكسين موزعاً توزيعاً منتظماً داخل جميع خلايا النسيج النباتى ، مع تناقص كميته ، كلما إتجهنا نحو قاعدة النبات . فقد لوحظ وجود أعلى تركيز ، من الأوكسين ، فى القمم النامية لكل من السوق ، والأفرع الجانبية ، ويلى ذلك البراعم ، وقمم الجذور والأوراق ، كما يتناقص المحتوى الأوكسينى ، على صورة إندول حمض خليك IAA ، كلما تقدم النبات ، أو أعضائه ، فى العمر . كما أن النباتات الطويلة أكثر إحتواء على الأوكسين من النباتات القزمية ، لذات النوع ، والصنف النباتى . وتلك المعرضة للضوء أكثر احتواء من النباتات النامية فى الظلام etulated ، وعادة يترواح متوسط كمية الأوكسين فى الأنسجة النباتية بين ١-٢ ملجرام / كيلوجرام مادة نباتية غضة ، وقد تزيد عن ذلك ، بإختلاف النباتات ، وظروف نموها . فقد سجلت أوراق البسلة الحد الأدنى لتركيز الأوكسين ،

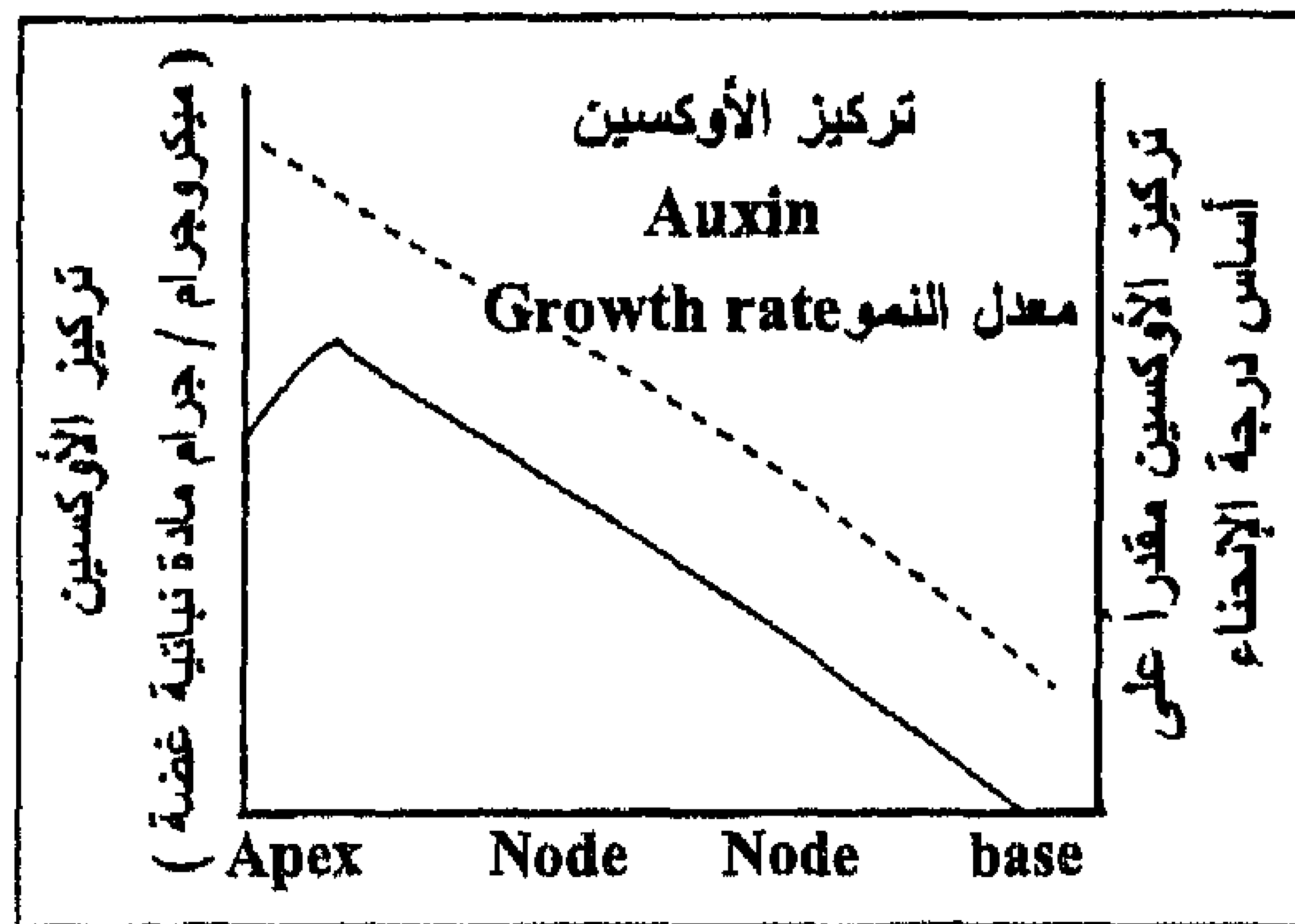
وكانت فى حدود ٠,٠٠٨ ملجرام لكل كيلو جرام وزن غض . بينما سجل إندروسبرم حبة الذرة أكثر من ١٠٠ ملجرام / كيلوجرام .

وينتقل الأوكسين من المناطق المرستيمية المنتجة ، إلى بقية أجزاء جسم النبات . وقد أوضح ذلك Thyman مبكرا عام 1934 م ، فقد أشار إلى أن توزيع الأوكسين داخل بادرة الشوفان يكون فى أعلى تركيز له عند القمة النامية للساق ، ثم ينخفض التركيز تدريجياً فى اتجاه القاعدة ، ويعود للإرتفاع مرة أخرى عند قمة الجذر ، وفى جميع الأحوال يظل تركيز الأوكسين فى قمة الجذر أقل من تركيزه فى قمة الساق ويوضح ذلك ، الشكل التخطيطى الآتى :



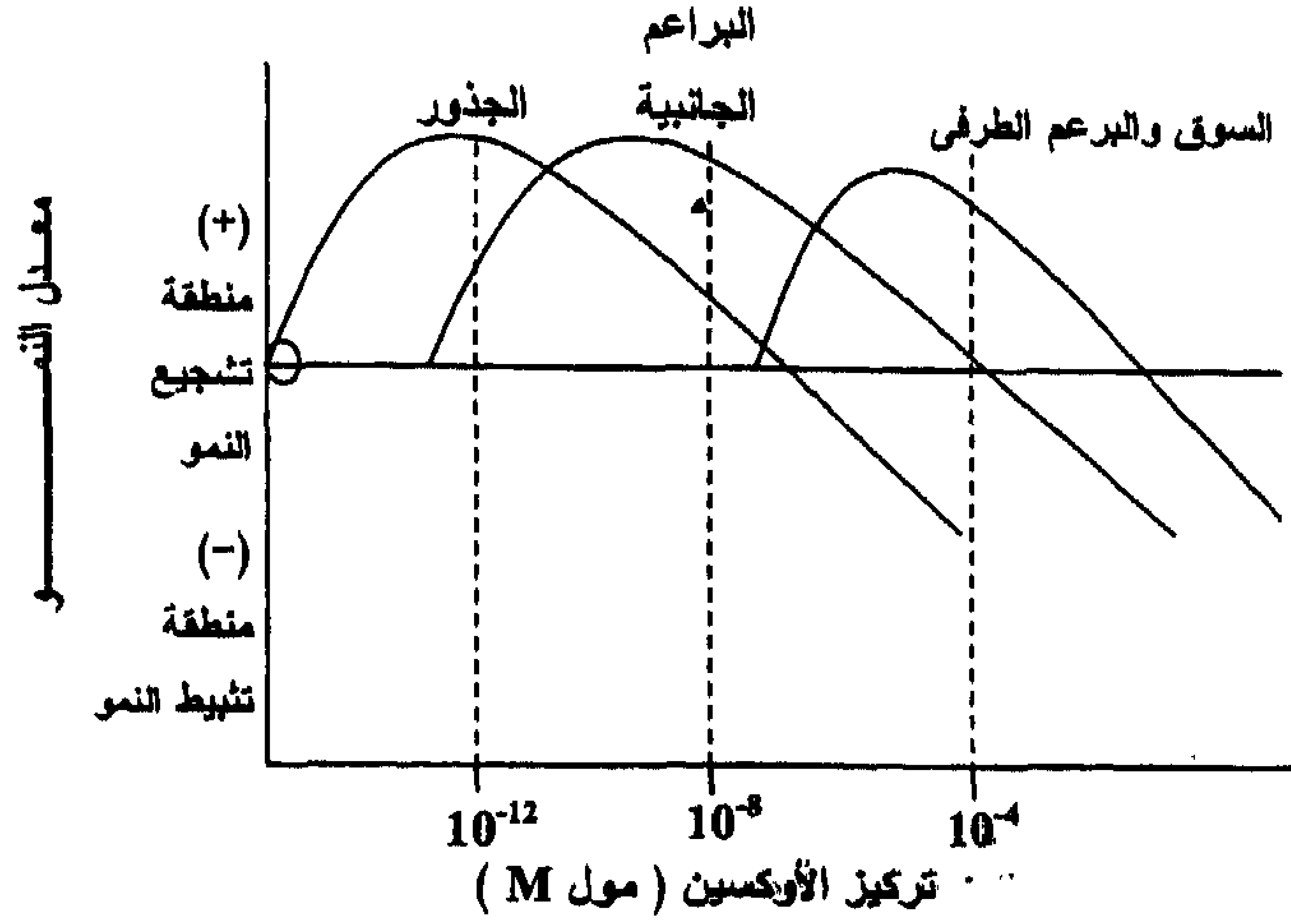
رسم تخطيطى يوضح توزيع الأوكسين فى الأجزاء المختلفة لبادرة شوفان

وعند مقارنة معدلات النمو بالمحتوى الأوكسينى لأجزاء متتالية من ساق وغمد أوراق بادرة الشوفان ، تحصل Thyman على منحنى للمحتوى الأوكسينى متوازى تماماً مع الانخفاض التدريجى فى معدل نمو هذه الأجزاء ، حسب الشكل :



شكل تخطيطى يوضح العلاقة بين تركيز الأوكسين ومعدل النمو لأجزاء متتالية من ساق بادرة شوفان

ومن ناحية أخرى فقد وجد أن التركيز الفعال فى تشجيع نمو الخلايا فى الأعضاء النباتية المختلفة ، يختلف بإختلاف العضو النباتى حسب الشكل .



رسم تخطيطى يوضح منحنيات إستجابة الجرعة **Dose response curves**

ويتضح من الشكل ما يلى :

١. لكل عضو نباتى تركيز أمثل من الأوكسين ، لازم لإظهار أقصى إستجابة من النمو ، ويختلف التركيز الأمثل اللازم من عضو نباتى لآخر ، فهو فى الجذور أقل منه فى البراعم الجانبية ، والأخيرة أقل منه فى السوق والبرعم الطرفى .

٢. تركيز الأوكسين اللازم لنشاط ونمو الساق والبرعم الطرفى ، يؤدى إلى تثبيط نمو البراعم الجانبية بدرجة كبيرة ، ويوقف نمو الجذر تماماً ، فهى – أى السوق والبراعم الطرفية – تحتاج إلى اندول حمض خليك بتركيز $١٠^{-٤}$ مول لنموها .

٣. أن تركيز الأوكسين المنشط للبراعم الجانبية ، يثبط نمو الجذور بدرجة كبيرة ، فالتركيز الأمثل لنموها يصل إلى $١٠^{-٨}$ مول ، على صورة أندول حمض الخليك .

٤. أن التركيز اللازم من الأوكسين لتنشيط نمو الجذور ، أقل بكثير مما هو لازم لتنشيط نمو البراعم الجانبية ، أو السوق والبراعم الطرفية . فالإستطالة المثلى للجذور تتم عند تركيز $١٠^{-١٠}$ مول على صورة إندول حمض الخليك .

٥. بزيادة تركيز الأوكسين يزداد معدل النمو (التنشيط) وتكون أقصى زيادة عند التركيز الأمثل اللازم للعضو النباتى . وتقل هذه الزيادة بزيادة التركيز عن الحد الأمثل لكل عضو ، إلى حد معين ، إذا تجاوزته هذه الزيادة يلاحظ تثبيط النمو لهذا العضو .

ومن الجدير بالذكر أن تركيز الأوكسين فى النسيج النباتى ، يعتمد على النشاط النسبى لنظم تكوينه ، ونظم هدمه ، والمحصلة بينهما . فمن المعروف ، أن إندول حمض الخليك يتكون من الحمض الأمينى تريبتوفان – إنزيميا – خلال سلسلة تفاعلات حيوية هامة . وعلى ذلك ، يتوقف تركيزه على معدل نشاط الإنزيمات المسئولة عن تخليقه . أما أهم نظم هدمه (IAA) فهى أكسدته إلى مادة غير فعالة ، تحت تأثير إنزيم أكسيديز إندول حمض الخليك . ويتبين من ذلك أن تنظيم مستوى تركيز الأوكسين فى النسيج النباتى ، يعتمد على توازن النظم المسئولة عن التخليق مع النظم المسئولة عن الهدم Degradation . كما يمكن تثبيط عمل الأوكسين ، بمضادات الأوكسين anti auxins ، مثل : الكومارين . وعلى ذلك ، فإن تنظيم مستوى تركيز الأوكسين ، فى النسيج النباتى ، وبالتالى تنظيم معدل نموه ، يعتمد على الإتزان الفسيولوجى ، الناتج عن النظم المسئولة عن تخليق الأوكسين وهدمه ، وهى نظم تتباين بتباين النباتات ، وإختلاف أعضائه ، وظروف نموه .

وتعرف منحنيات العلاقة بين تركيز الأوكسين ، و تنشيط نمو ، أو تثبيط نمو الأعضاء النباتية المختلفة ، بمنحنيات إستجابة الجرعة Dose response curves . وهى التى توضح المتطلبات المثلى ، لكل عضو نباتى من الأوكسين. فالتركيز الأمثل اللازم لنمو السوق والبراعم الطرفية ، أكبر بكثير عن ذلك اللازم لنمو البراعم الجانبية ، أو الجذور ، على الترتيب . وفى نفس الوقت ، يثبط من نموها عند هذا الحد . وفى حدود التركيز الأمثل ، اللازم لنمو عضو نباتى معين ، يتناسب

– غالبا – معدل الإستطالة فيه مع لوغاريتم تركيز الأوكسين ، حتى التركيز الأمثل ، له فقط ، وأيه زيادة عن الحد الأمثل ، تسبب نقص هذه الزيادة تدريجياً حتى يتم تثبيط هذا النمو . ويؤيد ذلك أن إضافة الأوكسين ، من الخارج ، للأعضاء النباتية المتصلة تحد ، أو تثبط ، من معدل نموها . و حال فصل القمة النامية أو إستبعاد مصدر تكوين الأوكسين ، يؤدى ذلك إلى تنشيط نموها .

مما سبق ، يتبين أن التركيزات المرتفعة من الأوكسين توجد فى القمم النامية للنبات مثل قمة الغمد ، البراعم الطرفية ، قمم الجذور ، قمم الأوراق النامية الصغيرة ، كما أن توزيع الأوكسين داخلياً فى النبات يتناسب مع معدل نمو أعضائه ، وأن مستوى الأوكسين ينخفض بدرجة ملحوظة من القمة نحو القاع ، ثم يعاود الزيادة المحدودة مرة أخرى عند قمة الجذر . وأن لكل عضو نباتى تركيز أمثل من الأوكسين لازم لنموه ونشاطه . ورغم هذه الحقائق العامة ، فقد شذت بعض النتائج عن السلوك العام . فقد وجد أن تركيز الأوكسين فى قاعدة الأفرع الحديثة للصنوبر كانت أكبر فى القمة النامية ، وهو عكس ما سبق ، وأنه فى المراحل الأولى لنمو أفرع أشجار Ginkgo كان مصدر الأوكسين اللازم للنمو هو المرستيم القمى . بينما فى المراحل المتأخرة كان مصدر الأوكسين هو السلاميات القاعدية .

مصادر الأوكسين :

توجد مصادر عديدة للأوكسين ، بالإضافة إلى القمم النامية ، وأهمها :

١- **الأجنة :** فهى ، تمثل نوع آخر من أنواع المرسيتمات ، والتى يمكنها إنتاج كميات كبيرة من الأوكسين ، ومثال لذلك استخلاص الأوكسين من ثمار التفاح والفراولة ، فالأجنة فى تلك الثمار هى المصدر الرئيسى لتكوين الأوكسين ، خاصة أثناء النمو والبذور أثناء النضج .

٢- **الأنسجة النباتية النامية :** مثل ، الخلايا النامية لقمة غمد أوراق بادرة الشوفان فى مزارع الأنسجة .

٣- **السلاميات المتطاولة :** كما فى أشجار الكونجو ginkgo .

٤- **خلال إستطالة الأوراق فى النباتات الراقية** : حيث لوحظ أنه يتكون كمية كبيرة من الأوكسين فى هذه المرحلة .

٥- **تطفل بعض الكائنات الحية على النباتات الراقية** ، أو تطفل بعض النباتات على أخرى : فوجد مثلاً أن تكوين العقد الجذرية ، والتى تسببها بكتيريا Rhizobium على جذور البقوليات ، تزيد من تركيز الأوكسين فى جذور مثل هذه النباتات .

صور وجود الأوكسين فى النبات :

أوضحت تجارب Thyman عام 1934 م وأيده آخرون أن الأوكسين يوجد فى النبات فى أى من الصورتين الآتيتين أو هما معاً :

١- **الأوكسين الحر** : وهو يمثل الصورة الزائدة عن حاجة النبات ، وهو الأوكسين عديم النشاط الفسيولوجى ، ويستخلص بطريقة الانتشار البسيط .

ويرى البعض ، أن الصورة الحرة قد تكون نشطة فسيولوجيا ، فقد وجد أن هناك علاقة مباشرة بين محتوى الأوكسين الحر ، ونمو غمد الأوراق فى ذوات الفلقة الواحدة .

٢- **الأوكسين المرتبط** : وهو يمثل الصورة الفعالة ، والمؤثرة على النمو ، ولا يمكن استخلاصها بطريقة الانتشار البسيط ، ولكـن يستخلص باستخدام مذيبات عضوية مناسبة .

ويعتقد معظم الباحثين ، فى هذا المجال ، أن الصورة المرتبطة أكثر نشاطاً فسيولوجياً من الصورة الحرة ، ولو أن البعض يرى أن كلا من الصورة الحرة والصورة المرتبطة للأوكسين توجدان فى حالة اتزان ديناميكى داخل النبات . وأن بدء أو تنظيم النمو يتحكم فيه ظروف الإتزان بين الصورتين الحرة والمرتبطة فى مراكز نمو النبات . ويرى آخرون ، أن إنتقال الأوكسين من مراكز تكوينه ، يتم فى صورة أكسين حر .

وقد افترض Audsus (1959) وجود صورة ثالثة للأوكسين ، داخل النبات ، لا تستخلص بالإنتشار البسيط ، ولا بالمذيبات العضوية المعروفة التى إفترضها Thyman، إذ وجد أن تسخين أوراق السبانخ فى محلول قلوى ضعيف ،

أو معاملتها بالانزيمات المحللة للبروتين ؛ أدى إلى الحصول على كميات كبيرة من الأوكسين ، عما لو أتبعت طرق الاستخلاص بالإنتشار أو بالمذيبات العضوية . وقد فسر Audsus ذلك بوجود صورة مرتبطة للأوكسين مع البروتين .

مركبات الأوكسين :

لكى يمكن لأى مادة كيماوية أن تؤدى دورها كهرمون ، يلزم أن يكون العضو النباتى نفسه قادراً على الإستفادة من هذه المادة ، وبعد أن يتم تفاعل الهرمون ، مع أى من مركباته الحيوية . فقد وجد أن إندول حمض الخليك ، (IAA) يحدث له أى من التغيرات الثلاثة الآتية عند معاملة نبات ما به :

١- التحول إلى مركب آخر .

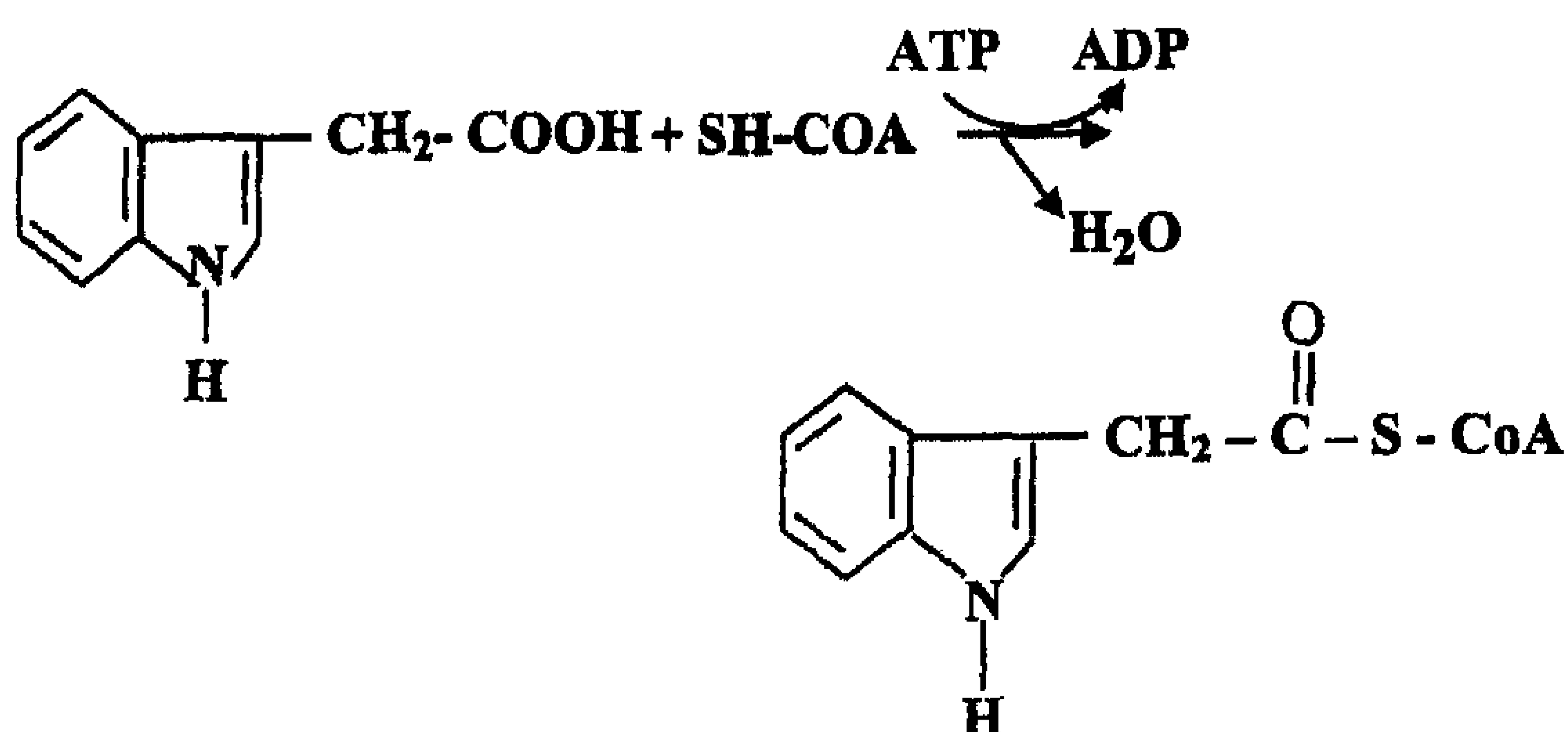
٢- الإرتبط على بعض مراكز السيتوبلازم .

٣- الهدم الإنزيمى .

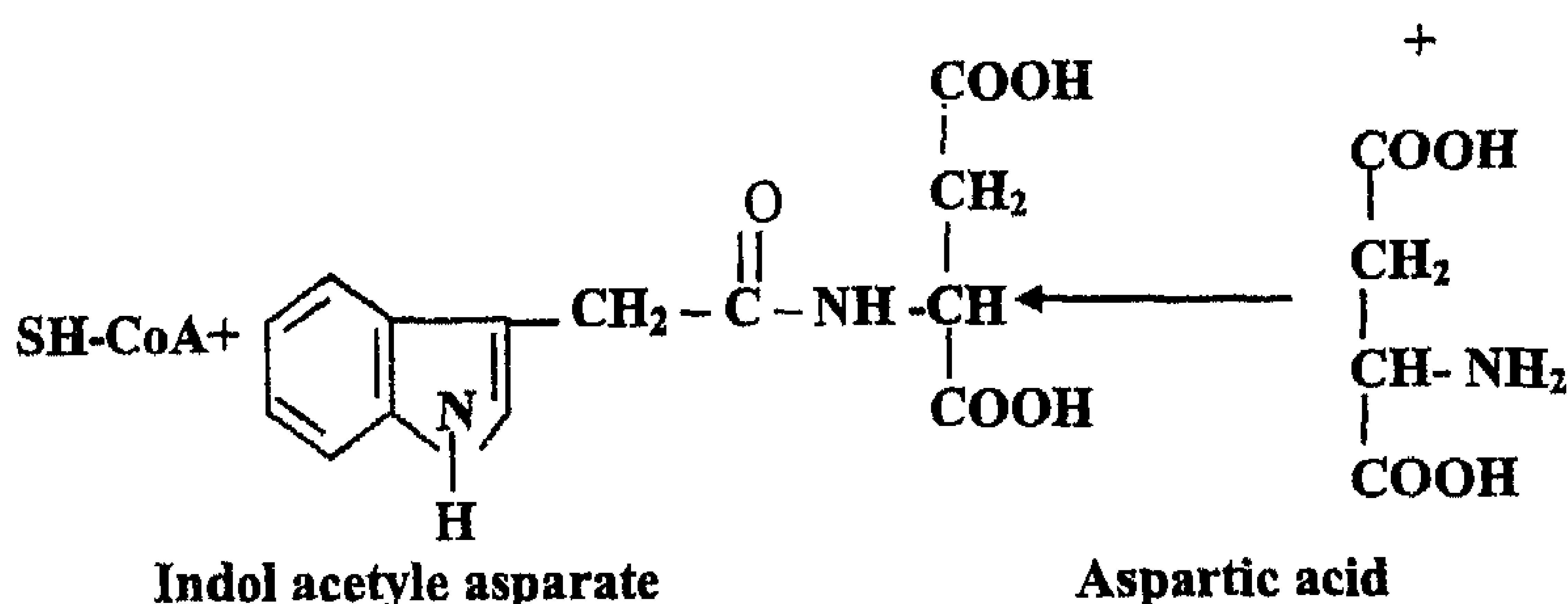
<u>أولاً</u>: المركبات التى يتحول اليها الأوكسين :

هناك ثلاثة أنواع من المركبات التى يمكن أن يتحول إليها الأوكسين ، بعد دخوله الأنسجة النباتية ، وهى :

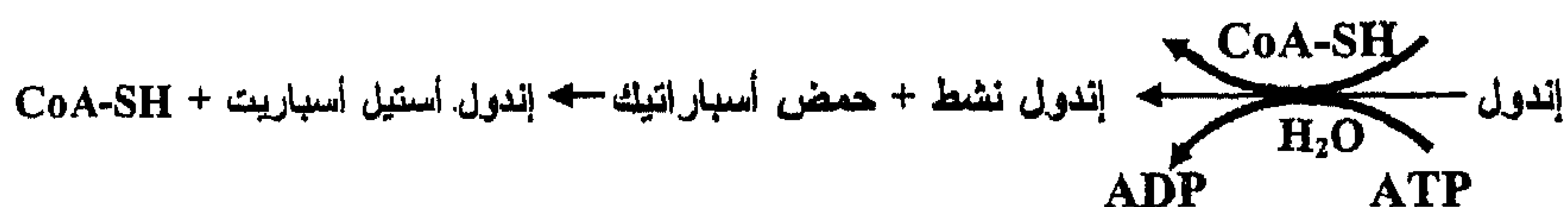
١- **تكوين ببتيدات** : حيث يرتبط مع الأحماض الأمينية ، وخاصة الرباعية الكربون ، الحامضية ، ويتكون نتيجة التفاعل ببتيدات مثل : تفاعل أندول -٣- حمض الخليك IAA مع حمض الأسبارتيك وتكوين أندول أستيك أسبارتيت Indol acetyle aspartate حسب :



Indol acetate CoA (إندول نشط)



Indol acetyle asparate   Aspartic acid



وهكذا إذا كان الأوكسين المستخدم هو نافثالين حمض الخليك ، فإن ناتج إتحاده مع حمض الأسبارتيك الأمينى هو ببتيد Naphthyl -1-acetyl aspartic acid .

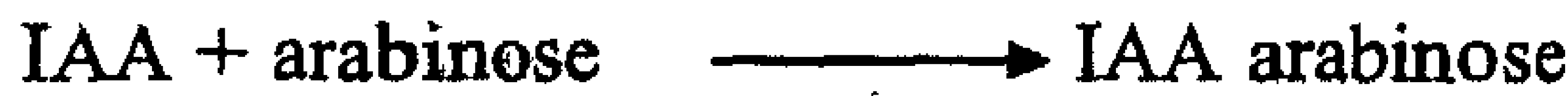
وقد أمكن فعلاً ، فصل هذا المركب (إندول أستيل أسبارتيت) ، من بذور البسلة المعاملة بإندول حمض الخليك . كما ثبت وجوده كهرمون طبيعى فى النبات كناتج لعملية التحول الغذائى داخل خلايا البذور . وأصبح من المؤكد إعتباراً من العام

١٩٧٩ م أن إضافة الأوكسينات ، مثل : إندول حمض الخليك (IAA) أو نافثالين حمض الخليك (NAA) إلى الأنسجة النباتية ، تؤدى إلى تكوين ببتيدات عن طريق إتحادها مع حمض الأسبارتيك أو الجلوتاميك ، ويلعب قرين الإنزيم CoA ، دوراً هاما فى هذه الحالة .

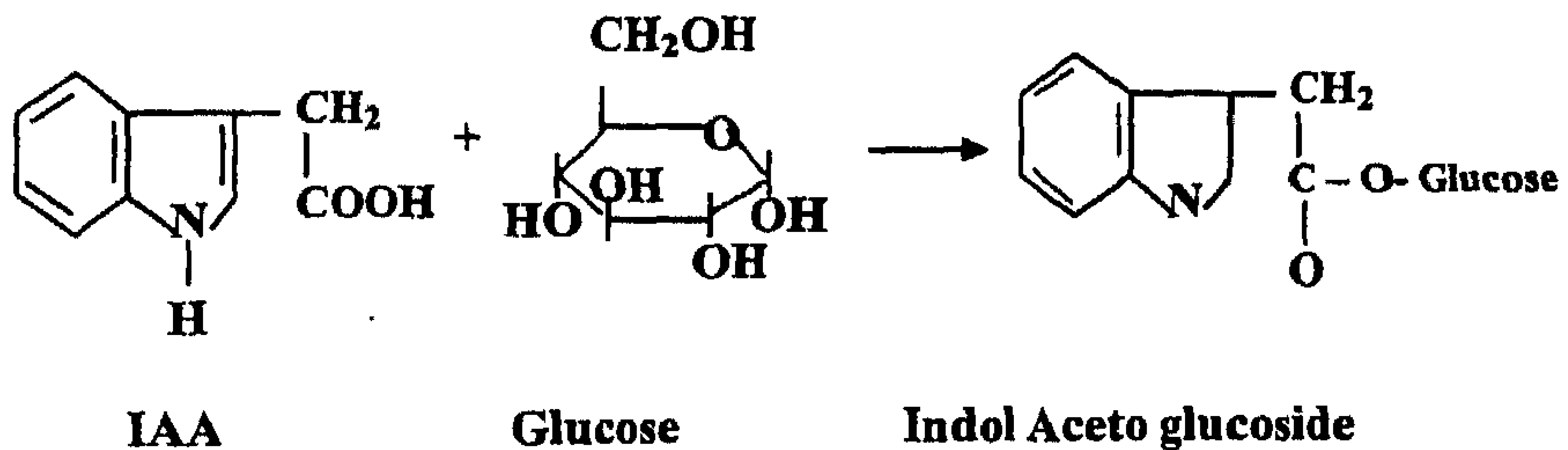
ومن الجدير بالذكر ، أن الببتيدات أكثر المركبات الأوكسينية ثباتاً ، وتنتشر إنتشاراً كبيرا فى نباتات الفصيلة البقولية .

٢ - **تكوين جليكوسيدات** : وفى هذه الحالة يرتبط الأوكسين (IAA أو NAA) مع السكريات الموجودة فى خلايا الأنسجة النباتية ، ويتكون نتيجة لذلك جليكوسيدات ، أو جلوكسيدات على إختلاف طبيعة الشق السكرى . فإذا كان الأخير هو سكر الجلوكوز ، وكان الأوكسين المستخدم هو IAA ، كان ناتج الإتحاد جلوكوسيد إندول حمض الخليك ، وإذا كان الشق السكرى سكر آخر خلاف الجلوكوز ، مثل : الأرابينوز كان ناتج الإتحاد جليكوسيد إندول حمض الخليك ، كالآتى :


IAA + glucose ⟶ IAA glucose

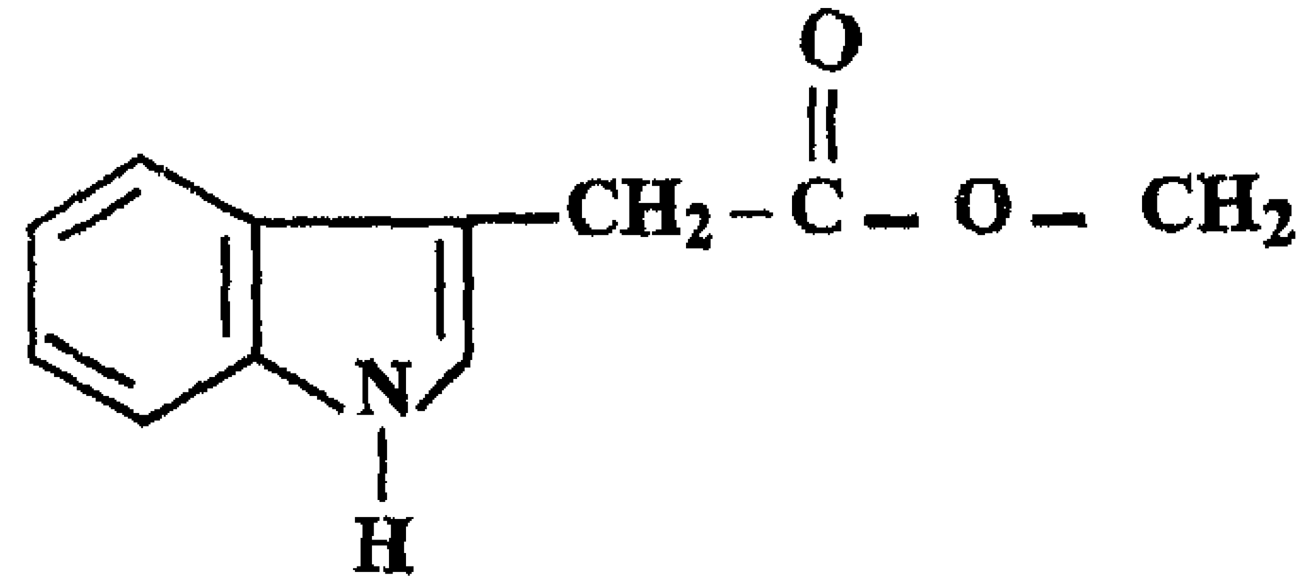

IAA + arabinose ⟶ IAA arabinose

وهكذا . . . إذا كان الأوكسين المستخدم هو نافثالين حمض الخليك (NAA) كانت الصورة الجلوكوسيدية هى glucocyl naphthyl-1-acetate .
هذا . . وقد ثبت أن أكثر من نصف الأوكسينات التى تدخل الأنسجة النباتية ، لأنواع عديدة من النباتات ، يتم تحويلها إلى جلوكوسيدات ، أى يتم الإرتباط مع سكر الجلوكوز كشق سكرى حسب :



وجميع الجلوكوسيدات تتحلل بسهولة ، عند الفصل اللونى (الكروماتوجرافى) . على عكس الببتيدات فهى أكثر ثباتاً . كما أن جميع الفصائل النباتية يمكنها أن تكون الببتيدات والجلوكوسيدات . إذا عوملت بالأوكسينات سواء أكانت على صورة الأندول (IAA) أو النافثوكسى (NAA) .

٣- تكوين إسترات : حيث يرتبط الأوكسين مع الكحولات ، ويتكون إسترات مقابلة ، مثل : تكوين إستر الإندول إيثيل أسيتيت indol ethyl acetate .



Indol ethyle acetate

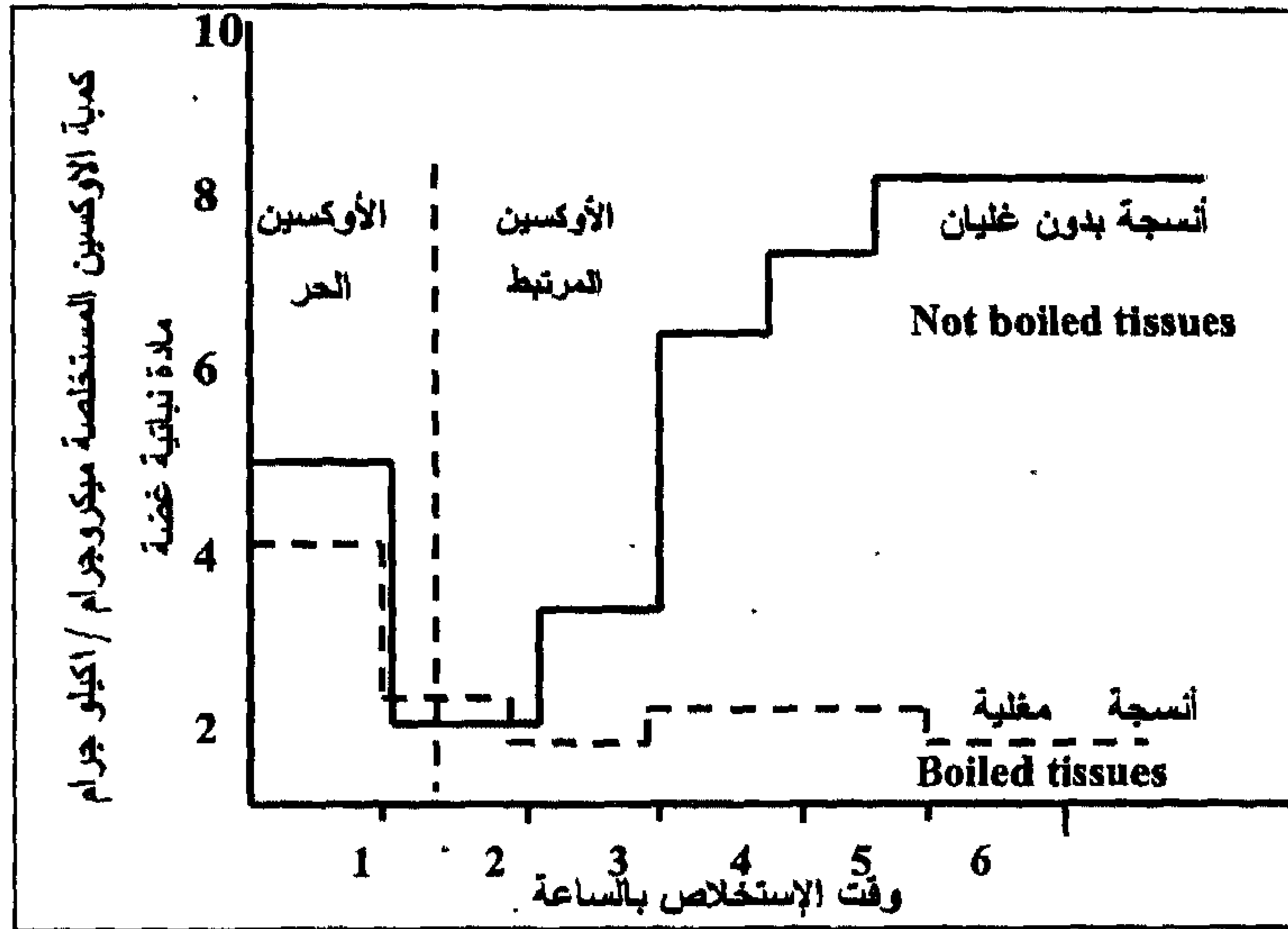
كما يمكن أن يرتبط الاوكسين مع مركبات الأرثوفينول Orthophenols ، مثل مركب Chlorogenic acid وهو إحتمال شبه مؤكد داخل النبات وتؤكده الإختبارات المعملية .

<u>ثانياً :</u> الإرتباط على بعض مراكز السيتوبلازم :

يمكن للأوكسين أن يرتبط على بعض مراكز السيتوبلازم فى خلايا الأنسجة النباتية ، وهى تماثل ، فى ذلك ، العديد من الصور التى يتم بها تخزين الهرمونات الحيوانية مثل neurohormons ، وقد أُقترح وجود هذا النوع من الأوكسين المرتبط فى الأنسجة النباتية ، عندما لاحظ Skoog and Thimann (1940) إنفصال الأوكسين من أنسجة النبات ، عند تحليل بروتين أجنة حبوب القمح تحليلاً إنزيمياً ، كما أمكن ملاحظة إنطلاق الأوكسين بالتحليل المائى البسيط ، أو بالمعاملة بالمحاليل القلوية الخفيفة . وهو ما يؤكد الإقتراح بأن الأوكسين يتم إدمصاصه على الأسطح الفعالة لجزيئات البروتين المكون للبروتوبلازم . ويرى Zenk (1963) أن الأوكسين يرتبط مع البروتين ، مكونات ببتيدات ، ولكنه لا يدمص عليه ، حيث أن فصل هذا الأوكسين

، من البروتين ، يتم بالتحليل المائي فقط . ويبدو أن إرتباط الأوكسين بالبروتين يسبب صعوبة في استخلاص وتقدير كمية الأوكسين الكلية من النسيج النباتي . فقد وجد عند إستخلاص كمية من الأوكسين خلال الساعة الأولى ، أعقبها زيادة ملحوظة إبتداء من الساعة الثانية . وفي تجارب Thimann (1940) ، وجد أن كمية الأوكسين المستخلصة من أوراق الأناناس ، بإستخدام الأثير ، قد زادت في الساعة الثانية من الإستخلاص عن الكمية المستخصلة في الساعة الأولى ، وذلك في حال الأوراق المستخلصة على البارد . أما الأوراق المستخلصة بالغليان فقد أظهرت إنخفاضاً مستمراً في كمية الأوكسين المستخلصة منذ اللحظة الأولى للإستخلاص وحتى تمام الإستخلاص .

ويوضح الشكل التخطيطي التالي نتائج تجربة Thimann على أوراق نبات الأناناس .



رسم تخطيطي يوضح كمية الأوكسين المستخلصة مع الزمن في أوراق نبات الأناناس

ويتضح من التجربة ما يلي :

١- في حالة عدم غليان النسيج ، وإستخلاصه على البارد ، حيث تم المحافظة على نشاط الإنزيم المحلل للببتيدات ، لوحظ زيادة كمية الأوكسين المستخلصة في الساعة

الأولى ، و أعقب ذلك ثبات الكمية المستخلصة ، ثم تلاها زيادة ملحوظة جديدة عند الساعة الثانية من الإستخلاص تدريجياً وحتى الثبات بعد الساعة الخامسة .

٢- فى حالة غليان النسيج ؛ لوحظ إنخفاض الكمية المستخلصة من الأوكسين مع مرور الوقت ، حيث أدى الغليان إلى قتل الإنزيم المحلل ، وقد أكد ذلك وجود جزء من الأوكسين فى صورة مرتبطة أو مدمصة على أسطح البروتين ، أو قد تكون الأوكسسينات فى صورة جليكوسيدية أو أرثوفينولية . فقد أمكن عزل مركبات إتحادية بين البروتين أو السكريات أو الفينولات مع بعض الهرمونات النباتية ، وهذه الأنواع الإتحادية من المزكبات ، تحول دون إستخلاص الأوكسينات فى حالة عدم وجود الإنزيم المحلل .

ويمكن تفسير نتائج تجارب Thymann بأن الأوكسين يوجد داخل النبات فى صورتين أو أكثر ، بينهما اتزان دائم ، **هما** :

١) **الصورة الحرة** : وهى التى إستخلصت فى الساعة الأولى .

٢) **الصورة الثابتة** : وهى الصورة المرتبطة ، وهى ترتبط إما على جزيئات البروتين المكون للبروتوبلازم ، أو مع شقوق سكرية أو فينولينة . وهى التى إستخلصت بعد الساعة الثانية . ولإنزيمات التحليل المائى دور كبير فى تحليل هذه المواد المرتبطة ، وإستخلاصها .

ثالثاً : **هدم الأوكسين** : وسوف يأتى بيانه بعد ، عند الحديث عن تخليق و هدم الأوكسين .

إمتصاص وإنتقال الأوكسين داخل النبات

Uptake and Transport of Auxins

- امتصاص الأوكسينات .
- إنتقال الأوكسينات داخل النبات .
- الأدلة المورفولوجية للإنتقال القطبى .
- الآلية المتحكمة فى إنتقال الأوكسين داخل النبات .
- مركبات الأوكسين .
- الأوكسينات الذائبة فى الماء :

إندول – ٣ – أستيالدهيد – إندول ٣ حمض البيروفيك – إندول ٣ اسيتونيتريل – إندول ٣ ايثانول .

- الأوكسينات الغير ذائبة فى الماء :

إندول ٣ حمض الكربوكسيليك – إيثايل ٣ – إندول أسيتات .

الفصل الرابع عشر

إمتصاص وإنتقال الأوكسين داخل النبات

Uptake and Transport of Auxins

أ- إمتصاص الأوكسينات Uptake of auxins

أوضحت التجارب المعملية *In vitro* أنه عند وضع غمد ورقة الشوفان فى محاليل متدرجة التركيز من الأوكسين ، تكون قابلية الأوكسين للإنتشار والإمتصاص ، عبر أنسجته ، متناسبة طردياً ، مع درجة تركيز الأوكسين . كما يتناسب طردياً – أيضاً – مع زمن التجربة ، كما لوحظ أن أنسجة الغمد إمتصت الأوكسين ، وقامت بتجميعه داخلها ، ضد تدرج التركيز against concentration dependent ؛ أى أصبح تركيزه داخل أنسجة الغمد أكبر ، بكثير ، من تركيزه فى المحلول الخارجى ، وقد دعى ذلك إلى الإعتقاد بأن إنتقال الأوكسين لا يتم من خلال الإنتشار diffusion فقط ، ولكن الإمتصاص النشط لابد وأن يشترك فى ذلك ، بمساعدة الطاقة الحيوية الناتجة عن التنفس . وقد تأكد ذلك ، بإستخدام مثبطات التنفس ؛ مثل داى نتروفينول ، والسيانيد ، والفلورايد ، وغيرها .

كما أوضحت التجارب المعملية ، أن معدل إمتصاص الأوكسين ، يعتمد بدرجة كبيرة على درجة تحلل الأوكسين ، أو تأينة . ففى الوسط الحمضى ، عند pH ٤ –٥ يكون الأوكسين فى حالته الطبيعة الغير متأينة . وبذلك ، يزداد معدل إمتصاصه ، وتراكمه ، فى الأنسجة النباتية عنه فى الوسط القاعددى (pH 8-9) حيث يصبح قابلاً للتأين أو التحلل .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن وجود الضوء ، يشجع من إمتصاص وإنتقال الأوكسين فى الأنسجة الخضراء ، النشطة فسيولوجيا ، وقد عُزى ذلك لأهمية الضوء فى التخليق الضوئى ، ولزيادة تركيز جزيئات الطاقة ATP ، رغم أن الضوء يقلل من تركيز أيون الهيدروجين . ولكن يبقى السؤال هنا ، إلى أين تتجه حركة

الأوكسين فى الأنسجة النباتية الحية ؟ وهل يختلف هذا الإتجاه فى الجذر عنه فى المجموع الخضرى ؟ وما هى كيفية إنتقال الأوكسين داخل النبات ؟

ب – إنتقال الأوكسين داخل النبات : Transport of auxins

رغم نتائج التجارب المعملية ، التى أجريت بشأن دراسة إمتصاص الأوكسين ، إلا أن هناك تناقضاً واضحاً بين آراء الباحثين بشأن إتجاه حركة الأوكسين فى الأعضاء النباتية ، فقد أوضحت تجارب استخدام الكربون المشع ، أن حركة الأوكسين المشع IAA فى الساق قطبية ؛ أى من القمة نحو القاعدة ، أو من مراكز تخليقة إلى أماكن تأثيره ، على عكس الجذور ، فقد وجد أن حركة إندول حمض الخليك المشع على قطع من جذور الفاصوليا ، والذرة، كانت قمية الإتجاه ؛ أى نحو قمة الجذور . وهى حركة نشطة ، فى كلا الحالتين ، تعتمد على طاقة التنفس ، طالما كانت تتم خلال أنسجة اللحاء الحية .

وهل يمكن للأوكسين أن يتحرك فى أنسجة الخشب ؟ نعم . فقد أوضحت التجارب – أيضاً – أن الأوكسين يمكن أن يتحرك مع الماء والأملاح المعدنية ؛ أى مع تيار النتح ، فى أنسجة الخشب ، عند إضافته إلى بيئة نمو النبات من الخارج . ولكن هذه الحركة الإنسيابية ، مع تيار النتح ، تبدو حركة سلبية ، لا تتطلب جهداً حيوياً ، فهى غير فعالة ، لا تتطلب وجود خلايا حية ، كما أن هذه الحركة كانت أكثر سرعة من حركته فى نسيج اللحاء ، ويتوافق ذلك ، تماماً ، مع معدل سريان العصارة **فى نسيج اللحاء ، و الماء فى نسيج الخشب ، كما تتحدد إتجاه حركه الأوكسين ، فى نسيج الخشب ، تبعا لدرجة تشعب وإتجاه أوعية وقصيبات الخشب .**

ونظرا لتعدد التناقضات بشأن إتجاه حركة الأوكسين فى الجذر والساق ، وأن معظم الأوكسينات تنتقل عبر أنسجة اللحاء الحية ، بطريقى الإنتشار والإمتصاص الحيوى النشط ، والقليل منها ينتقل سلبا فى النبات عبر أنسجة الخشب غير الحية ؛ فإننا سوف نعرض فيما يلى أهم النتائج البحثية عن كيفية إنتقال الأوكسين داخل النبات ؛ حيث لم يصل الباحثون، حتى الآن ، إلى نتائج قاطعة ، أو مرضية ، فى هذا الشأن .

١- أوضحت تجارب (Boysen – Jensenx and Darwin (1904 على غمد ورقة بادرة الشوفان ، أن الأوكسين ينتقل من قمة الغمد إلى القاعدة ؛ أى من مراكز تخليقه إلى أماكن تأثيره .

فعند وضع غمد ورقة الشوفان ، المقطوع القمة ، قائماً ، على مكعب آجار ، خال من الأوكسين ، ثم وضع مكعب آخر ، يحتوى على أوكسين ، على قمة الغمد المقطوعة ، لوحظ تجمع الأوكسين فى المكعب السفلى ، حيث يتم إنتقاله خلال خلايا وأنسجة غمد الورقة .

وباعادة التجربة مع غمد الورقة مقلوبا ، أى تكون قمته لأسفل ، وقاعدة جذعه لأعلى ، لوحظ عدم إنتقال الأوكسين .

أى أن إنتقال الأوكسين يتم قطبياً فقط ، أى من القمة تجاه القاعدة ، وفى إتجاه واحد . وبذلك تخالف ميكانيكية إنتقال الأوكسين آلية أو ميكانيكية إنتقال الماء فى الخشب ، والمواد الغذائية المصنعة فى اللحاء ، فكلاهما يتم فى الأنسجة المختصة فى كلا الإتجاهين ، ولا يعتمد على التوجيه الفيزيقى للعضو النباتى . وقد دفعت نتائج هذه التجارب الباحثون إلى إفتراض حدوث إنتقال الأوكسين قطبياً .

وقد أبدت تجارب (Went (1928 هذا الرأى . وظل هذا الإعتقاد سائداً حتى سنة (1960) . وعلى إعتبار أن الأوكسينات تتحرك قاعدياً . فقد أعتبرت هذه الخاصية من خصائص الأوكسين الهامة ، خاصة بعد إثبات أن هذه الحركة تتشابه، تماماً ، فى الأعضاء النباتية المختلفة . فإنتقال الأوكسين كان قطبيا فى كل من الخلايا الحية لغمد الورقة الأولى للشوفان ، والسويقة الجنينية السفلى ، وجذوع الساق للبادرات ، وأعناق الأوراق وغيرها ، كما ثبت أن معدل حركة الأوكسين ، القطبية ، تزداد فى الأنسجة الغضة البالغة ، عنها فى الأنسجة المسنة . وتفقد الحركة ، تماماً ، عند موت الخلايا ، والأنسجة النباتية التالفة أو الغير حية .

٢- فى عام ١٩٦١ م إعترض Jacobs على هذا الرأى ، حيث وجد فى دراسته على قطاعات من ساق الكوليس Coleus ، أن معدل إنتقال الأوكسين القطبى basiptal ؛ أى من أعلى إلى أسفل ، نسبة إلى معدل الإنتقال العلوى acropetal ، أى من أسفل

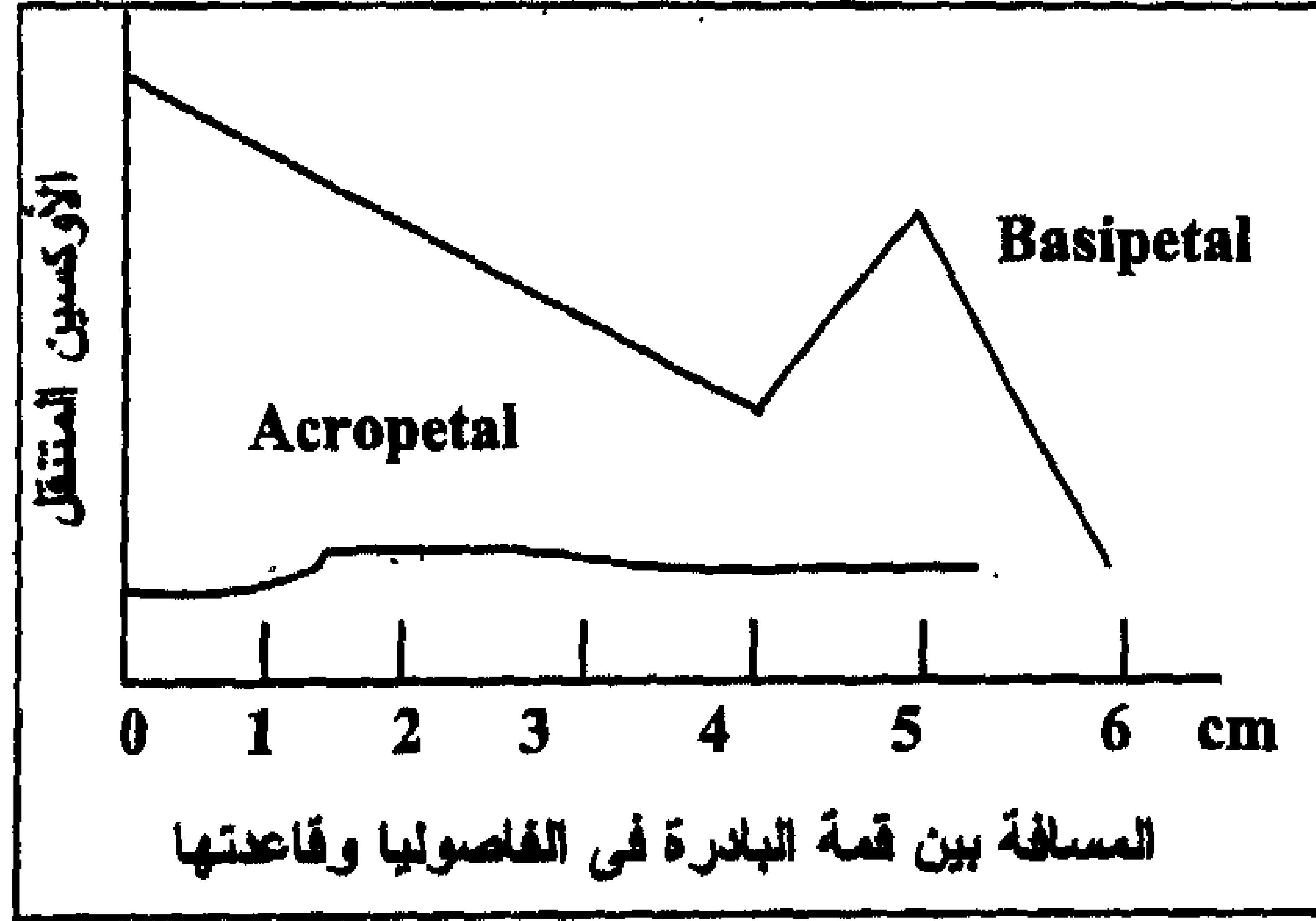
إلى أعلى كانت كنسبة ٣ : ١ . وعلى الرغم من صغر قيمة الانتقال العلوى للأوكسين (١/٣ الحركة السفلية) . إلا أن حدوثها حقيقة واقعة ، وتأثيرها كان معنوياً ، كما لوحظت حركة الأوكسين علويا حتى عند وضع غمد الورقة مقلوبا ، بشرط أن تكون أنسجة الغمد حية . ونظراً لعدم حدوث الإنتقال فى الأنسجة الميته ، فقد أعتبرت حركة الأوكسين ، صفة مميزة للخلايا ، والأنسجة الحية فقط .

٣- أوضح Gold Smith (1967) أن إنتقال الأوكسين ، يحدث فى كلا الاتجاهين ، علوياً وقطبياً . إلا أن ، الانتقال القطبى (القاعدى) ، هو السائد والأكثر ملاءمة فى الفروع النباتية ، وبادرات النباتات الراقية . كما لاحظ الإنتقال القطبى للأوكسين فى السراخس، وذيل الحصانيات والحزازيات الكبدية . وقد بينت التجارب أن الكمية المنتقلة علويا ، أى من القاعدة إلى القمة ، قليلة للغاية فى هذه النباتات ، وغيرها .

ويرى الكثيرون أن الإنتقال العلوى للأوكسين يتم عبر الإنتشار البسيط ، وليس له تأثير مؤكد على العمليات الفسيولوجية فى النباتات الحية ، وهى حركة مستقلة عن حركة الجزيئات العضوية الأخرى ، فى اللحاء ، والتى تتحرك قاعديا وعلويا ، حسب ظروف الخلية . كما إتضح من نتائج البحوث التى أجريت فى هذا المجال ، أن بعض الأوكسين ، المتكون فى الأوراق ، ينتقل إلى أجزاء النبات الأخرى ، خلال أنسجة اللحاء .

٤- أشار Frank (1978) أن الأوراق الصغيرة يسود بها الإنتقال القطبى . بينما يختفى هذا الإنتقال القطبى ، فى الأوراق الناضجة المسنة . وتظل حركة المغذيات الأخرى ، غير الإضافية ، فى الإتجاه العلوى بأنسجة اللحاء الحية .

٥- أشار البعض إلى أنه بالرغم أن ظاهرة الإنتقال القطبى أو القاعدى basipetal هى السائدة أو الشائعة فى أفرع وأغماد أوراق النباتات الراقية ، إلا أنها تكون أكثر فعالية فقط ، قرب قمم السوق والأغماد ، وتصبح أقل وضوحاً كلما بعدت المسافة عن هذه القمم . ويوضح الشكل التالى نتائج إحدى التجارب التى أجريت على بادرات الفاصوليا ، للمقارنة بين كمية الأوكسين المنتقل والمسافة بين قمة البادرة وقاعدتها :



رسم تخطيطى يوضح العلاقة بين كمية الأوكسين المنتقل والمسافة بين قمة البادرة وقاعدته فى بادرة لفاصوليا

ويلاحظ من نتائج التجربة ، أن معظم الإنتقال القاعدى قد إختفى أثره كلما بعدنا عن القمة بحوالى ٣ – ٤ سم . وقد وجد فى تجارب أخرى ، أن هذا التدرج يظهر بوضوح فى النباتات الخضراء ذات الجذور المتدرنة . فقد سجلت نتائج بعض التجارب التساوى بين معدل الإنتقال العلوى Acropetal والقاعدى Basipetal عند منطقة التحول ؛ أى بين قاعدتى الساق والجذر .

٦- أمكن ملاحظة الإنتقال القطبى بالقرب من قمة الجذر أيضاً . كما لوحظ تساوى معدل الإنتقال إلى أسفل مع معدل الانتقال إلى أعلا فى قمة الجذر ، ويميل البعض إلى الإعتقاد بأن الإنتقال القطبى هو إنتقال غير محدد المعالم فى حالة الجذر .

٧- يرى آخرون ، أنه فى حالة الجذور الصغيرة ، يكون الاتجاه المفضل ، لإنتقال الأوكسين ، هو الإتجاه البعيد عن قمة الجذر ، بينما فى الجذور الأكبر سنا ، يتم إنتقال الأوكسين فى كلا الإتجاهين بمعدل متساوى تقريباً .

٨- يرى الكثيرون أن إنتقال الأوكسين يتم ضد تدرج التركيز ، ويستبعدون الرأى القائل بأن الأوكسين ينتقل أساساً عن طريق الإنتشار . كما تختلف سرعة إنتقال الأوكسين بإختلاف النباتات ، وكذا بإختلاف الظروف المؤثرة عليها . فقد وجد أن معدل سرعة إنتقال الأوكسين تتراوح بين ٦,٤ – ٢٦ مليمتر / ساعة ، وهى نفس سرعة إنتقال المواد المجهزة داخل اللحاء . بينما يرى البعض الآخر ، أن هناك اختلافا واضحاً بين سرعة الأوكسين والمواد المجهزة باللحاء ، فبينما ينتقل الأوكسين بسرعة

تتراوح بين ١٠ –١٥ مليمتر / ساعة ، فإن سرعة انتقال المواد المجهزة باللحاء ، تتراوح بين ١٠٠ – ١٠٠٠ مليمتر / ساعة .

وعلى ذلك يمكن أن نقول ، أنه بالرغم من أن كلا من الأوكسين ، والمواد المجهزة العضوية تنتقل عبر الخلايا والأنسجة الحية باللحاء ، إلا أن هناك إختلافا واضحاً بين معدل وإتجاه حركة الأوكسين ، والمواد المجهزة ، داخل نسيج اللحاء ، فالحركة قطبية غالباً مع الأوكسين ، بينما تكون مع المواد المجهزة، في كلا الإتجاهين ، حسب ظروف الخلية ، وأن معدل حركة الأوكسين ، غالبا ، أقل من معدل حركة المواد العضوية المجهزة ، بالإضافة إلى أن آلية ، أو ميكانيكية ، حركة الأوكسين لابد وأن تختلف عن آلية وميكانيكية حركة المواد العضوية داخل الأنسجة الحية باللحاء ، والتي تتمتع قوة التدفق الكتلي بالنصيب الأكبر فيها . و على العكس من ذلك ، فآلية الحركة في الأوكسين غير معروفة بالضبط ، وغير محددة المعالم بعد . وعلاوة على ذلك ، فقد وجد أن تركيب جزئ الأوكسين ، وكميته ، يتعرضان ، دائما أثناء حركته ، إلى تغيرات عديدة ، يكون من شأنها الحفاظ على الإتزان الهرموني الداخلي بين الصورة الحرة والمرتبطة ؛ أي الخاملة والنشطة فسيولوجيا . وفي مثل هذه الحالة ، يفقد الجزئ الأوكسيني المتغير ، خاصية الحركة القطبية ، أو القاعدية . على عكس المواد المجهزة المنقولة ، عبر أنسجة اللحاء ، فهي ثابتة تقريباً ، ولكنها ، أي الأخيرة ، تتأثر كثيرا بالعوامل البيئية المحيطة ، مثل : درجة الحرارة ، والضوء ، والمحتوى المائي ، وغيرها . على عكس حركة الأوكسين ، فإن درجات الحرارة ، والضوء ، وغيرها من العوامل البيئية ، ليس لها هذا الأثر ، على معدل أو سرعة حركة الأوكسين مهما كان تركيزه ، أو كميته المخلقة .

الأدلة الموفولوجية للإنتقال القطبي

Morphological Evidances of Polar Transport

لعل أهم الأدلة المورفولوجية المؤيدة للإنتقال القطبي ما يلي :

١– تكشف البراعم الجديدة في الأشجار متساقطة الأوراق ، مع بداية الربيع، والتي يستتبعها تكوين الكامسيوم الحزمي ، ويتم ذلك في الإتجاه القاعدي

، أى مع حركة وإتجاه الأوكسين . الذى مصدره فى هذه الحالة ، البراعم الحديثة المتكشفة .

٢- الإستجابة للضوء ، بتعاقب قاعدى ، فقد وجد أنه عند تعريض غمد الريشة لبادرات ذوات الفلقة الواحدة للضوء ، من جانب واحد ، ينحنى الغمد ، بعيداً عن القمة ، تجاه الضوء فى شكل تعاقب قاعدى ، أى يستمر الإنحناء فى إتجاه القاعدة . وذلك لأن قمة الغمد هى مصدر الأوكسين .

٣- تكوين الجذور على العقل بتعاقب قمى ، فعند معاملة العقل الساقية بالأوكسين لدفعها لتكوين الجذور ، تظهر مبادئ تكوين الجذور فى الطرف الموفولوجى القاعدى ، بتعاقب قممى .

الآلية المتحكمة فى إنتقال الأوكسين داخل النبات

Mechanism of Auxin Transport

تتعارض الآراء كثيراً حول ميكانيكية أو آلية إنتقال الأوكسين داخل النبات ، فمن قائل أن فرق الجهد الكهربى بين قمة الغمد وقاعدته ، هو المسئول عن إنتقال الأوكسين ، وتكون وجهة إنتقال الأوكسين إلى الجهة ذات الشحنة الموجبة الأكبر . فقاعدة غمد البادرة ذات جهد كهربى موجب أكثر منها عند القمة . كما أن الجانب المظلم للغمد ، عند تعريضه للضوء من جانب واحد ، ذو جهد كهربى موجب أكبر منه عند الجانب المضئ . وعند وضع الغمد فى وضع أفقى ، يكون فارق الجهد فى الجانب السفلى ، أكبر منه فى الجانب العلوى .

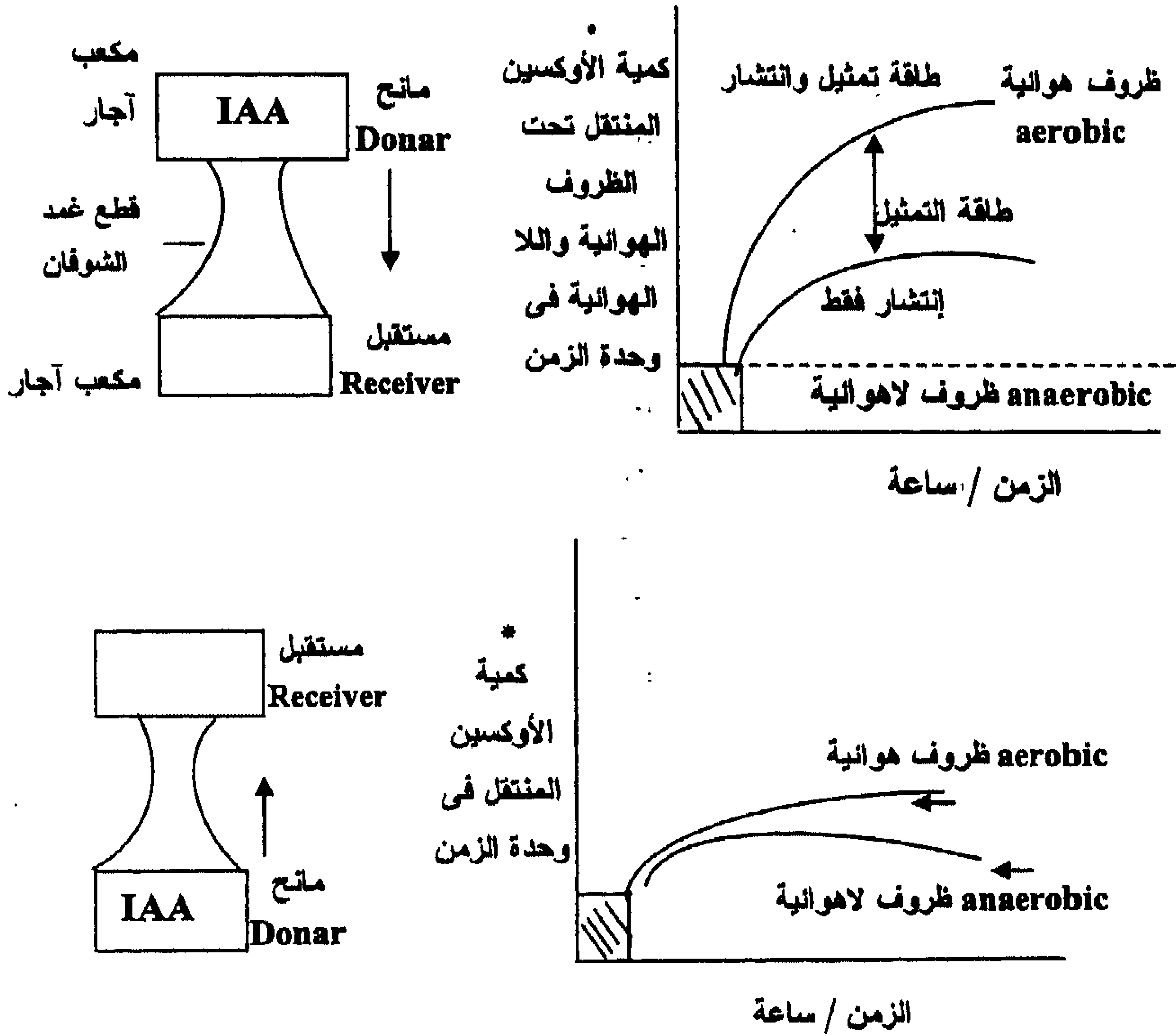
ويرى آخرون ، أن إنتقال الأوكسين يتحكم فيه - إلى حد كبير - النشاط الحيوى للخلية ، خاصة طاقة التمثيل ؛ حيث أن نقص الأوكسيجين يعيق إنتقال الأوكسين ، كما تعيق ، أيضاً ، إنتقال الأوكسين وجود المواد المعيقة للنشاط الحيوى .

وبدءً من العام 1975 م إتفقت معظم الآراء على أن تجمع بين وجهتى النظر ، بعد تحليل نتائج الأبحاث المستفيضة ، على غمد بادرة الشوفان ، وهى أن إنتقال الأوكسين فى النبات يتم بطريقتين مختلفتين :

الأولى : تعتمد على طاقة التمثيل الحيوية .

الثانية : تعتمد على الإنتشار البسيط .

فالإنتقال القطبى ،أى من أعلى إلى أسفل ، يرجع إلى كل من الإنتشار البسيط ، وهو فيزيقى بحت ، وطاقة التمثيل ، وهى قوة حيوية ، حيث يتم الإنتشار ، أيضا ، ولكن ضد تدرج التركيز ، أما الإنتقال العلوى ، أى من أسفل إلى أعلى ، فيتم عن طريق الإنتشار البسيط فقط ، ولا يعتمد على الطاقة الحيوية . ويلاحظ ذلك من تتبع معدل إنتقال الأوكسين ، المعلم بالكربون المشع ، فى وحدة الزمن ، تحت الظروف الهوائية ، واللاهوائية ، لغمد بادرة الشوفان الموضح بالشكل التخطيطى الآتى :



(*) قدرت كمية الأوكسين المنتقل بقياس كمية الإشعاع فى القطاع النباتى المستخدم ومكعب الآجار المستقبل *C in section plus receiver .

ويتبين من نتائج التجربة الموضحة بالرسم ، أن وضع قطاع غمد بادرة الشوفان بين مكعبى آجار ، بحيث يحتوى العلوى على الأوكسين والآخر لإستقباله ، أو العكس ، وتتبع معدل إنتقال الإوكسين تحت الظروف الهوائية واللاهوائية ، أن إجراء التجربة تحت ظروف لاهوائية ، يوقف تقريباً معدل الإنتقال القاعدى للاوكسين ، ويكون معظم الإنتقال عن طريق الإنتشار البسيط ، وتنخفض كمية الأوكسين المنتقلة إلى الحد الأدنى ، بحيث يتساوى تقريباً مع معدل إنتقال الأوكسين من أسفل إلى أعلى . ويستخلص من هذه النتائج أن الإنتقال القاعدى (القطبى) يتم عن طريق الإنتشار وطاقة التمثيل . بينما يلاحظ فى الإنتقال العلوى ، أن الفارق بين كمية الأوكسين المقدرة فى الظروف الهوائية والظروف اللاهوائية غير معنوى ، بمعنى أن كمية إنتقال الأوكسين / وحدة الزمن ، لا يتأثر بالأوكسجين تماما ، وأن الإنتقال من أسفل إلى أعلى يكون عن طريق الإنتشار فقط ، وهى قوة فيزيقية ، ولا يعتمد على طاقة التمثيل ، كما سبق بيانه ، فهى ، أى معدل الحركة وسرعتها ، فى الإنتقال العلوى لا تتأثر ، بأى من العوامل البيئية المحيطة مثل : درجة الحرارة ، والضوء وغيرهما مهما كان تركيز أو كميه الأوكسين .

وعلى عكس الإنتقال القاعدى ، فإن تركيز الأكسين وكميته فى الخلايا الأنسجة النباتية ، تتأثر كثيراً بهذه العوامل ، من خلال تأثيراتها على التخليق أو الهدم ؛ أى على التحولات الغذائية بها .

والسؤال هنا هو كيف يتم الإنتقال القطبى للأوكسين ؟ وما هى العوامل المؤثرة على هذا الإنتقال ؟

يعتقد المهمتين بكيفية إنتقال الأوكسين ، أن أكثر النظريات قبولاً ، هى نظرية المواد الحاملة carrier theory ، وتتباين طبيعة هذه المواد الحاملة بتباين الآراء . فيرى البعض أنها قد تكون جزيئات البروتوبلازم نفسه . فالسيتوبلازم فى حركة دائرية مستمرة (الإنسياب السيتوبلازمى) ، أو قد تكون الجزيئات الحاملة جزيئات البروتين المكون للسيتوبلازم . إلا أن التجارب التى أستخدم فيها

Cytochalasin ، لتثبيط حركة السيتوبلازم ، وجزيئاته الحيوية ، لم تمنع الأوكسين من الحركة .

ويرى آخرون أن المواد الحاملة هى جزيئات الطاقة ATP ، أو أى جزيئات أخرى ، طبقا لصفة الاختيار التى تتميز بها الخلايا الحية ، فالآلية هنا آلية إختيارية ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية .

وعلى العموم ، يحمل جزئ الأوكسين على المواد الحاملة ، أو يدمص عليها ، عند حركته قطبياً من أماكن تخليقية ، إلى الأماكن التى يحدث فيها أثره الفسيولوجى ، ويشترك فى ذلك مجموعة متباينة من المواد الحاملة ، وتتم بآليات ، أو ميكانيكيات ، إختيارية غير معلومة بالضبط ، وتعتمد ذلك على طبيعة تركيب الجزئ الأوكسينى ، والعلاقة بين الأوكسينات وبعضها من ناحية ، وغيرها من هرمونات النمو الطبيعية . كما يعتمد على العوامل البيئية المؤثرة ؛ مثل درجات الحرارة ، والضوء ، وغيرهما ، بالرغم من أن هذه العوامل ، مجتمعة ، لا تؤثر على معدل ، وسرعة ، حركة ، الأوكسينات ، مهما كانت كميتها كما أسلفنا .

ولإيضاح العلاقة بين الأوكسينات والهرمونات الأخرى ، فقد وجد أن وجود الإيثلين ، وهو هرمون نمو يتخلق طبيعياً فى النبات ، يثبط من معدل تخليق الأوكسين ، وكمية الطاقة فى النبات ، ولكنه لا يؤثر على سرعة إنتقاله قاعدياً ، كما أن تغير تركيب جزئ الأوكسين من الصورة α Naphthaline indole acetic acid إلى الصورة β NIAA ، تجعل المركب الناتج غير أوكسينى ، فلا ينتقل قاعدياً . وكما أن زيادة درجات الحرارة ، وإرتفاع شدة الضوء ، إلى حدود الدرجة المثلى ، لكل منهما ، تزيد من كمية الأوكسين المخلقة ، رغم عدم تأثيرهما على معدل الحركة .

مركبات الأوكســين

أجريت التجارب الأولية لمعرفة طبيعية التركيب الكيماوى للأوكسين ، ومشتقاته ، على مواد تحتوى على كمية كبيرة من هذا الأوكسين ، مثل : يوريا الإنسان ، ومزارع أنواع عديدة من الفطر . وقد أدى إستخدام اليوريا لفصل الأوكسين إلى الوقوع فى بداية خاطئة ، حيث أدعى وجود مركبين عرضيين متشابهين ، إلى حد

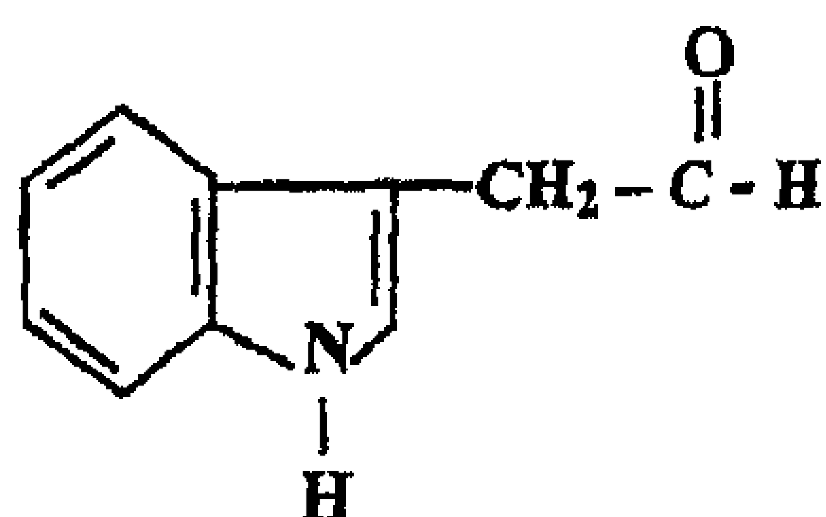
كبير ، يقال أنهما مشتقات من السيكلوبنتين Cyclopentene. وأطلق عليهما أوكسين Auxen A and B . ولكنه لم يتمكن من فصل أى منهما مرة أخرى . كما أن الصفة الكيماوية ، لكل منهما ، أصبحت محل تساؤل كبير ، حتى أن وجود هذين المركبين أصبح مشكوك فيه الآن ، وبإعادة فحص اليوريا ، ومزارع فطرة *Rhizopus suinus* ، وكذلك نوع الخميرة *plasmolysta* ، أمكن فصل مركب آخر ، مختلف تماماً عن بقية المركبات السابقة ، عرف بإسم إندول حمض الخليك Indol Acetic Acid (IAA) . وأعقب ذلك ، فصل نفس المركب ، من حبوب القمح . كما أمكن إثبات وجوده في عدد من الفطريات . وأمكن تعريف المركب بواسطة طرق الفصل اللونى الكرموتوجرافى ، والطرق الكيماوية ، فى عدد كبير من النباتات الراقية ، مثل غمد الورقة الأولى فى بادرة الشوفان . وقد تأكد ، أيضا ، أن هذا المركب هو الأوكسين الأساسى فى النباتات الراقية . ومع ذلك ، فإن هناك العديد من الأنسجة النباتية ، والتى لم يتمكن ، حتى الآن ، من تحديد وجود هذا المركب فيها .

وقد إشتمل وصف ، وتعريف ، المركب على تقدير رقم Rf فى المذيبات ، وتقدير درجة حساسيته للأكسدة بإنزيمات البيروكسيديز ، وكذا حساب الوزن الجزيئى له ، وملاحظة عدم ثباته فى الأحماض الدافئة ، علاوة على دراسة تأثيره الحيوى . ومما يؤكد شيوع إندول حمض الخليك IAA وإنتشاره ، فى معظم النباتات التى درست ، هو إمكان فصله وتعريفه هو ، والعديد من مشتقاته ، مع تحديد علاقتها الوثيقة بهذا المركب .

وفيما يلى أهم مشتقات الأوكسين الطبيعى :

أولاً : أوكسينات ذائبة فى الماء :

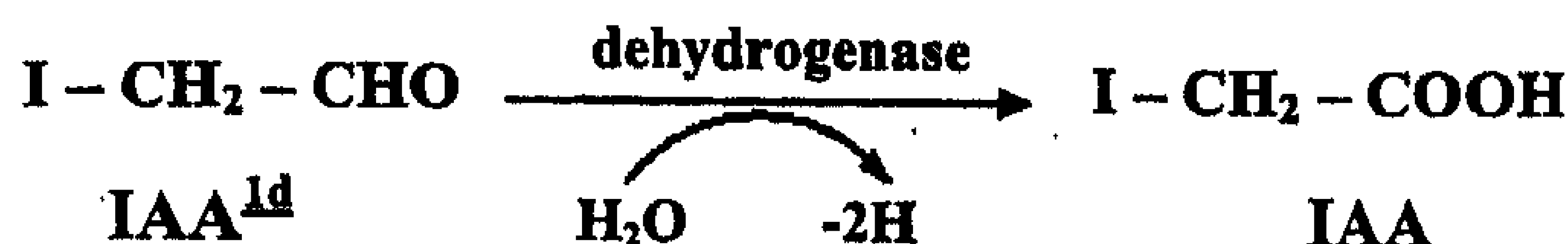
١) إندول – ٣ – أستيالدهيد :



Indole 3 , acetaldehyde (IAA [ld])

أمكن التعرف على هذا المركب فى البادرات النامية فى الظلام ، كما ثبت وجوده فى بعض النباتات كمادة متعادلة ، وهذا المركب يمكن تحويله بسهولة إلى

الإندول حمض الخليك IAA ، عن طريق الأكسدة ، بفعل إنزيم الديهيدوجينيز Aldehyde dehydrogenase حسب :

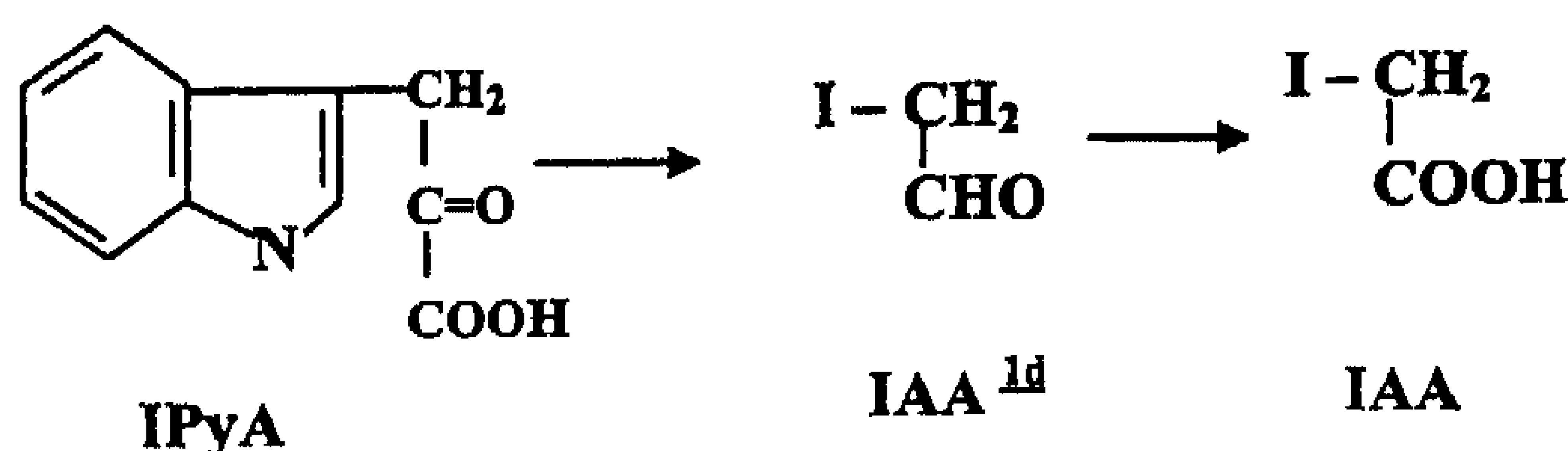


و الإنزيم شائع وجوده فى الطبيعة ، وهو واسع الانتشار فى النباتات الراقية . فهو يوجد فى درنات البطاطس ، وأوراق الكرنب (الملفوف) وعباد الشمس ، والأناناس وغيرها ، والإنزيم نشط فسيولوجيا ، حيث يعيق وجوده من نمو الجذور ، ويشجع من نمو الساق . ويعتبر إندول الأسيتالدهيد بادئاً وسطياً فى دورة تخليق إندول حمض الخليك IAA من الحمض الأمينى التريتوفان .

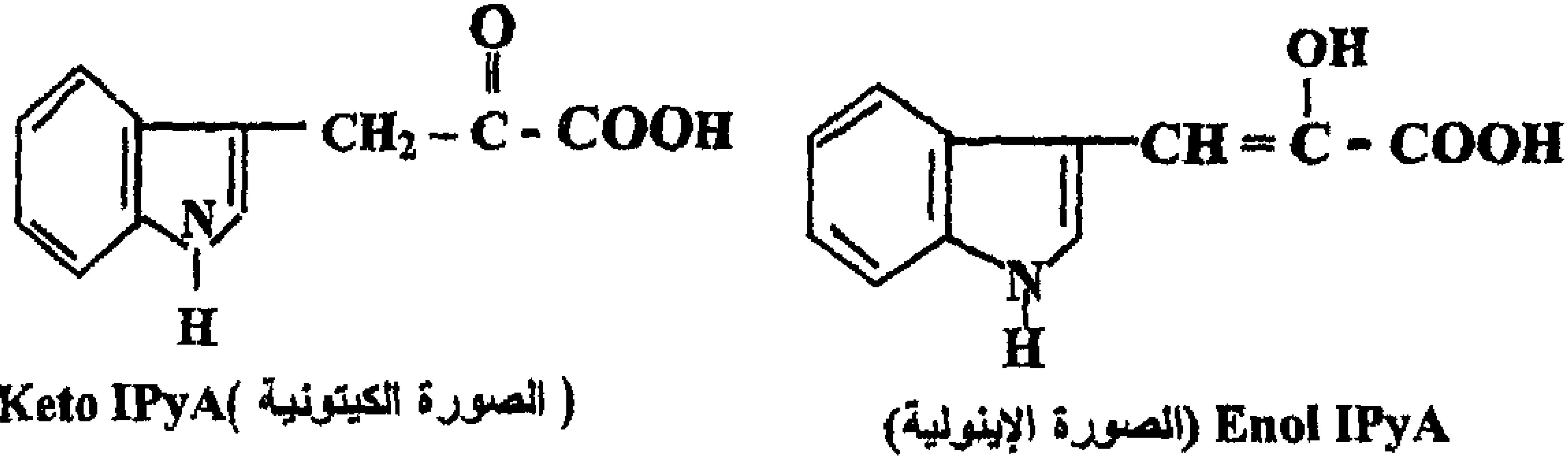
٢- إندول ٣ حمض البيروفيك : **Indol - 3 Pyruvic acid (IPy A)**

لوحظ وجود هذا المركب على ورق الكروماتوجراف ، عند إجراء فصل مكونات حبوب القمح لونيا ، حيث أعطى المركب اللون القرمزى المميز لإندول حمض الخليك IAA ، مع إختبار Salkowski . وثبت ، أيضا ، وجود هذا المركب فى الأوراق ، والجذور للعديد من النباتات ، كما وجد فى أوراق ، وحبوب الذرة ، كذلك كمركب وسطى فى سلسلة مسار تخليق الأوكسين IAA ، من الحمض الأمينى التربتوفان ، فى غمد الورقة الأولى للشوفان، وفى مستخلص أوراق الأناناس والدخان.

ويتحول هذا المركب ، تلقائياً ، إلى إندول حمض الخليك IAA ، أو بفعل الإنزيمات، لذا أعتبر أحد المكونات الوسطية فى سلسلة تحول التربيتوفان إلى IAA .



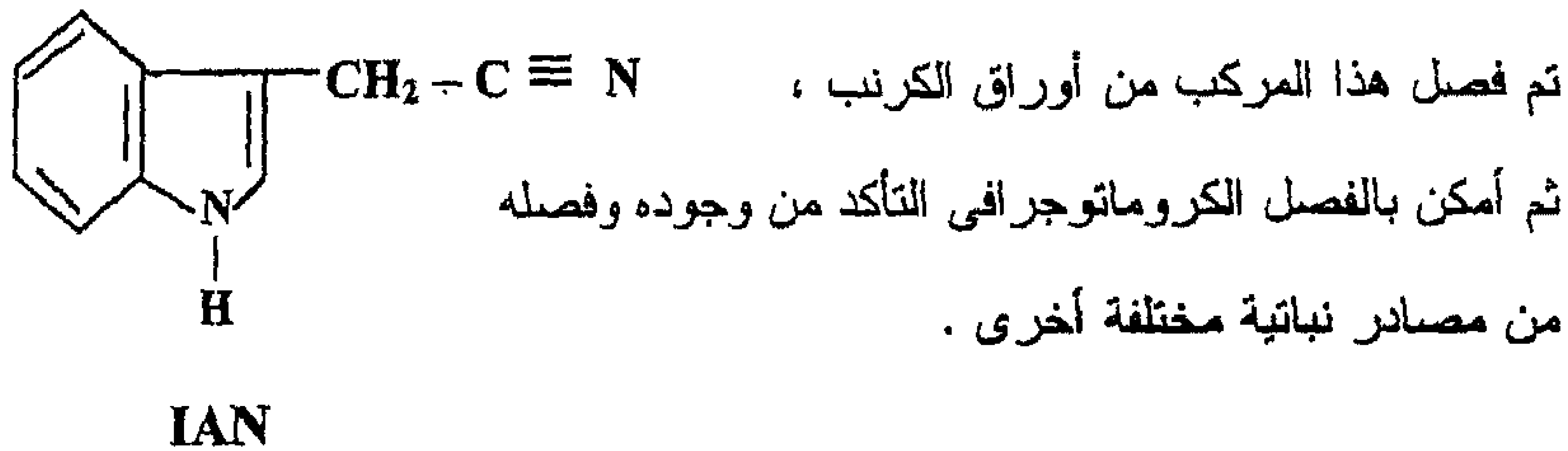
ويمتاز مركب إندول ٣ حمض البيروفيك بوجود صورتان ضوئيتان له ؛ أحدهما كيتونية والأخرى إينولية ، فكلاهما مشابهة Isomer للأخرى حسب :



التركيب البنائى لإندول ٣ حمض البيروفيك بصورتيه

وللمشابهان ، منحنيان خطيان مختلفان تماماً ، من الطيف الإمتصاصى ، تحت الأشعة البنفسجية . ولذلك فقد وصف فى البداية عند اكتشافه ، على أنه ناتج هدم للحامض IAA ، وبالتالى أصبح وجود هذا المركب طبيعياً وجود مشكوك فيه ، وإستمر ذلك حتى عام 1979 م عندما أمكن فصله من حبوب القمح ، بشرط عدم تعريضه للتأثير القلوى . فالمركب تتغير صفاته ، تحت تأثير القاعدية ، أو وجود الضوء ، أو الهواء . كما تتغير تراكيبه ، إلى عدة نواتج أخرى ، أمكن التعرف منها على IAA ، وإندول أسيتالدهيد Indol acetaldehyde " و الإندول أستيل Indol Acetyl و أندول حمض اللاكتيك Indol lactic acid .

٣- إندول ٣ أسيتونيتريل (IAN) Indol-3- acetonitrile

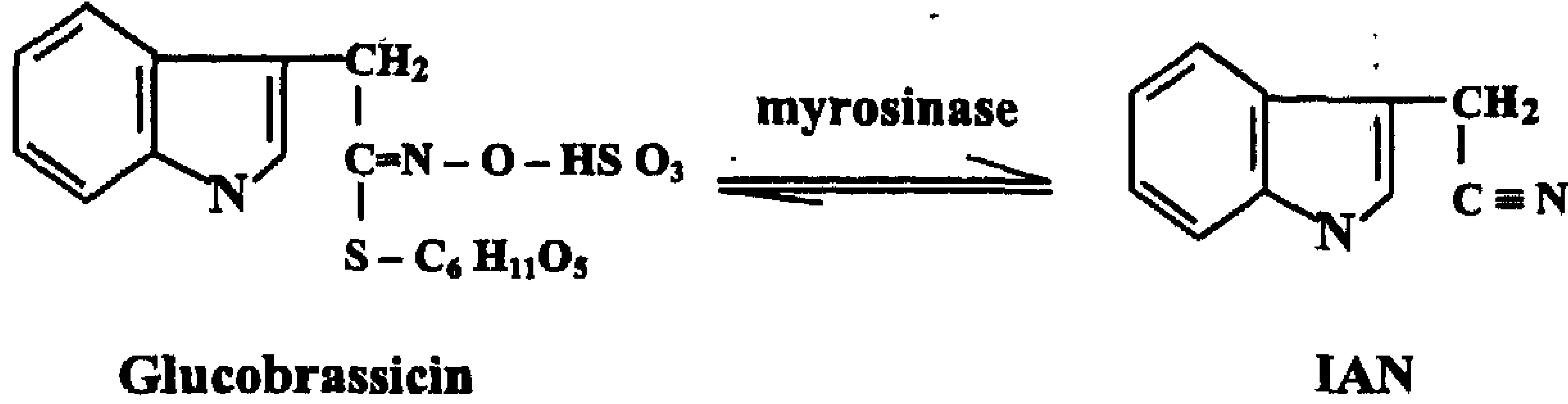


تم فصل هذا المركب من أوراق الكرنب ، ثم أمكن بالفصل الكروماتوجرافى التأكد من وجوده وفصله من مصادر نباتية مختلفة أخرى .

IAN

والمركب متعادل التأثير ، لخلوه من مجموعة الكربوكسيل R- COOH .
ومن المحتمل عدم وجوده بصورة حرة فى النباتات ، ولكنه يوجد فى صورة مرتبطة ، بشكل مركبات جلوكوسيدية ، فهو أحد مكونات الثيوجلوكوسيد Thioglucoside،

ويطلق عليه الجلوكوبراسكين Glucobrassicin . فقد أمكن الحصول على IAN من الجلوكوبراسكين ، ويحتمل تخليقه منه ، بفعل إنزيم myrosinase ، الشائع وجوده فى أعضاء نباتات الفصيلة الصليبية (Cruciferae (Brassicaceae .



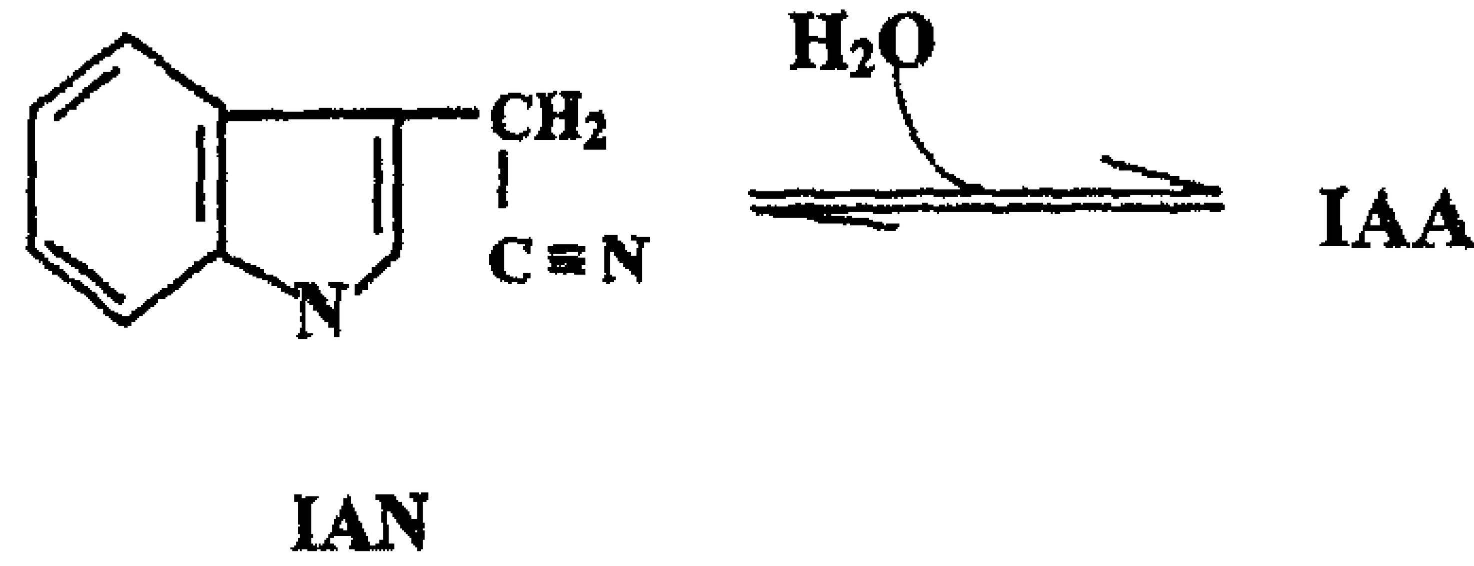
Glucobrassicin **IAN**

ويتحرر إندول ٣ أسيتونتريل IAN من الجلوكوبراسكين ، بفعل إنزيم الميروسينيز myrosinase كما قلنا ، وهو إنزيم شائع فى نباتات هذه الفصيلة ، و فى الفصيلة الفراشة Fabaceae ، دون غيرهما ، من الفصائل النباتية . وعلى ذلك ، لا يمكن إعتبار الإندول ٣ – أسيتونيتريل IAN نشطا فسيولوجيا حال عدم وجود الإنزيم المسئول عن تحويله إلى أندول حمض الخليك IAA .

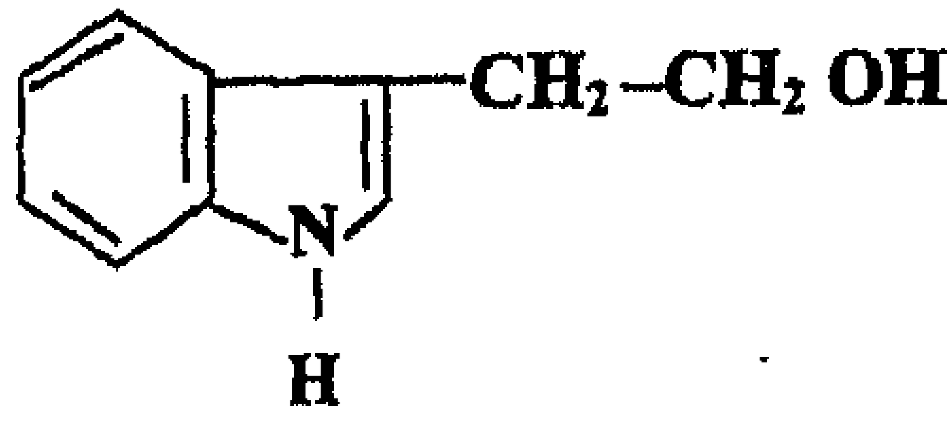
أما إذا حدث التحلل الإنزيمى فـــى أنسجة نباتية غنية بحمض الأسكوربيك ، فإنه يتكون مـركب إندول أسيتونيتريـــل أسكوربيك Indol nitril Ascorbic acid (IANA) .

ومن مميزات IAN أنه يؤثر على نباتات معينة فقط . فعلى سبيل المثال ، عند إجراء إختبار غمد أوراق بادرة الشوفان ، وجد أنه (IAN) أكثر تأثيراً من IAA . وفسر ذلك ، على أساس أن هذا الأوكسين يمكنه أن يدخل الأنسجة ، وينتشر بها بدرجة أسرع من IAA ؛ لعدم تأثره بدرجة الحموضة . كما وجد أن تأثير إستخدام IAN على غمد أوراق بادرة القمح كان ضعيفاً ، ولكن هذا التأثير زاد زيادة كبيرة جداً بزيادة التركيز ، فى حين لم يؤثر هذا المركب ، إطلاقاً ، على ساق البسلة أو السويقة الجنينية السفلى للترمس . وفسر هذا السلوك ، على أساس أن IAN يتحول إلى IAA ، بفعل إنزيم النتريليز Nitrylase ، بإضافة ٢ جزئ ماء . وهو إنزيم غير شائع فى البسلة ، ويظل المركب IAN غير نشط فسيولوجياً فى مثل هذه النباتات

(نباتات الفصيلة الفراشية Fabaceae) . وقد دلت الدراسات على وجود مركب IAN فى عدد قليل من الفصائل النباتية ، تم حصرها فى الصليبية والنجيلية والموزية . وعلى ذلك ، فإن التأثير الكبير لمركب IAN ، على بعض النباتات ، يرجع إلى التحليل المائى له ، وتحوله إلى إندول حمض الخليك IAA ، بفعل إنزيم الثيريليز Thyrelase حسب المعادلة :



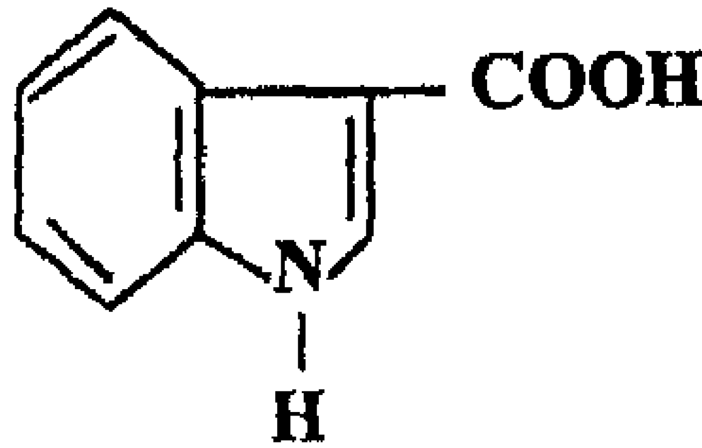
٤- إندول ٣- إيثانول (الإندول الكحولى Indol ethanol)



تم فصل هذا المركب من بادرات الخيار، وهو المسبب لإستطالة قطاعات السويقة الجنينية السفلى . لبادرات الخيار ، وكذا غمد الورقة الأولى فى القمح ، ولكنه لا يؤثر على إستطالة غمد الورقة الأولى فى الشوفان . وهو يشبه مركب IAN فى أن تأثيره يرجع إلى تحوله إنزيمياً إلى إندول حمض الخليك IAA . ويبدو أن عدم نشاطه الفسيولوجى فى الشوفان ، يرجع إلى عدم قدرته على التحول إلى مركب IAA .

ثانياً : الأوكسينات الغير ذائبة فى الماء :

١- إندول ٣- كربوكسيليك أسد Indol-3 carboxylic acid



يعتقد أن هذا المركب ينتج من أكسدة الأوكسين الطبيعى IAA .

ودلت التجارب عدم وجود أى نشاط أوكسينى لهذا المركب .

٢- إيثايل ٣- إندول أسيتات Ethyl-3-Indol Acetate

وثبت وجود هذا المركب فى القمح والصفصاف ، ويحتمل تكّونه من إندول حمض الخليك IAA ، بفعل إنزيم الإستيريز Esterase . وللمركب نشاط أوكسينى، ويرجع تأثيره كأوكسين إلى تحلله المائى بفعل هذا الإنزيم .

ثالثاً : الأوكسينات المرتبطة Congucated auxins :

وتوجد هذه الأوكسينات مرتبطة binding ، أو مدمصة adsorbed على الأسطح الفعالة لجزيئات البروتين المكونة للبروتوبلازم ، ويمكن الحصول عليها بالتحليل المائى ، بفعل إنزيمات البروتيز Proteases ، أو إنزيم RNA- ase ، أو بالتحليل المائى المعملى ، بفعل القلويات الخفيفة ، أو بالمذيبات العضوية .

الفصل الخامس عشر

التمثيل الغذائى للأوكسينات Metabolism of Auxins

- تخليق الأوكسينات .
- العوامل المؤثرة على تخليق الأوكسينات :
  - الضوء – درجة الحرارة – عمر النبات – الأيونات المعدنية – الكائنات الدقيقة .
- هدم الأوكسينات وأكسدتها .
  - نظام الأكسدة الإنزيمية .
  - دور المواد الفينولية فى أكسدة الأوكسين إنزيمياً .
  - نظام الأكسدة الضوئية .
  - دور النيتروجين فى الأكسدة الضوئية .
  - فقد النشاط الأوكسينى بالإرتباط .

الفصل الخامس عشر

التمثيل الغذائى للأوكسينات

Metabolism of Auxins

أولاً : تخليق الأوكسينات : Biosynthesis of Auxins

قديماً وجد Bonner (1932) أن فطره *Rhizopus suinus* ، المنماة على بيئة تحتوى على الببتون ، قد زاد محتواها من الأوكسين الطبيعى ، وأرجع الزيادة فى تكوين الأوكسين ، إلى وجود الأحماض الأمينية المكونة للببتون . ومنذ ذلك الزمن ، أعتبرت هذه الفطرة أحد المصادر الرئيسية لإنتاج الأوكسين . وبعد ذلك بثلاث سنوات ، تمكن ثيمان Thimann من إثبات أن فطرة *Rhizopus* لها القدرة على تحويل الحامض الأمينى التربتوفان إلى الأوكسين IAA . ولذلك أعتبر حامض التربتوفان الأمينى ، هو المصدر الأولى لإنتاج الأوكسين . كما لاحظ أن استخلاص الفطرة بالغليان ، أو إجراء الإستخلاص على البارد ، أديا إلى الإنخفاض الشديد فى كمية الأوكسين ، مما دلل على أن إنتاج الأوكسين ما هو إلا عملية إنزيمية بحته .

ثم تمكن كثيرون ، من فصل النظام الانزيمى القادر على تحويل التربتوفان إلى أوكسين IAA ، من أوراق بادرات السبانخ ، وأغماد أوراق الشوفان . ولوحظ وجود إرتباط وثيق بين توزيع الأوكسين والانزيم . حيث يوجد الانزيم بأعلى كمية فى قمة غمد البادرة ، ويقل فى اتجاه القاعدة . وهو ما يتوافق تماماً مع توزيع الأوكسين ، فهو يخضع لتلك الظاهرة . كما ثبت أن النظام الإنزيمى المسئول عن تحول التربتوفان إلى أوكسين ، فى النباتات ، يكون أكثر نشاطاً فى مراكز التخليق ؛ وهى مناطق تتميز بنشاط تمثيلى مرتفع ، مثل أماكن sites القمم النامية للساق والأفرع ، والأوراق الصغيرة ومنشئاتها والبراعم ، كما تتخلق فى الأوراق الغضة الحديثة التكوين ، والثمار والبذور . كما ثبت أن الأنسجة المرستيمية أكثر إحتواءً على الأوكسين مقارنة بالأنسجة البارنكمية ، ويتناسب ذلك أيضاً مع النشاط التمثيلى لها . ورغم أن النظام

الإنزيمى المسئول عن تخليق الأوكسين فى النباتات يكون نشطاً ، بصفة خاصة ، فى المناطق النشطة فسيولوجياً ؛ مثل المرستيمات القمية ، والأوراق الصغيرة ، والثمار والبذور ، إلا أنه لا يوجد أدلة ، واضحة ، على تخليقه فى طبقة التونيكا بالبراعم ، أو فى قمم الجذور ، ولكنها تزداد بها ، عن طريق الإنتقال من أماكن تخليقية .

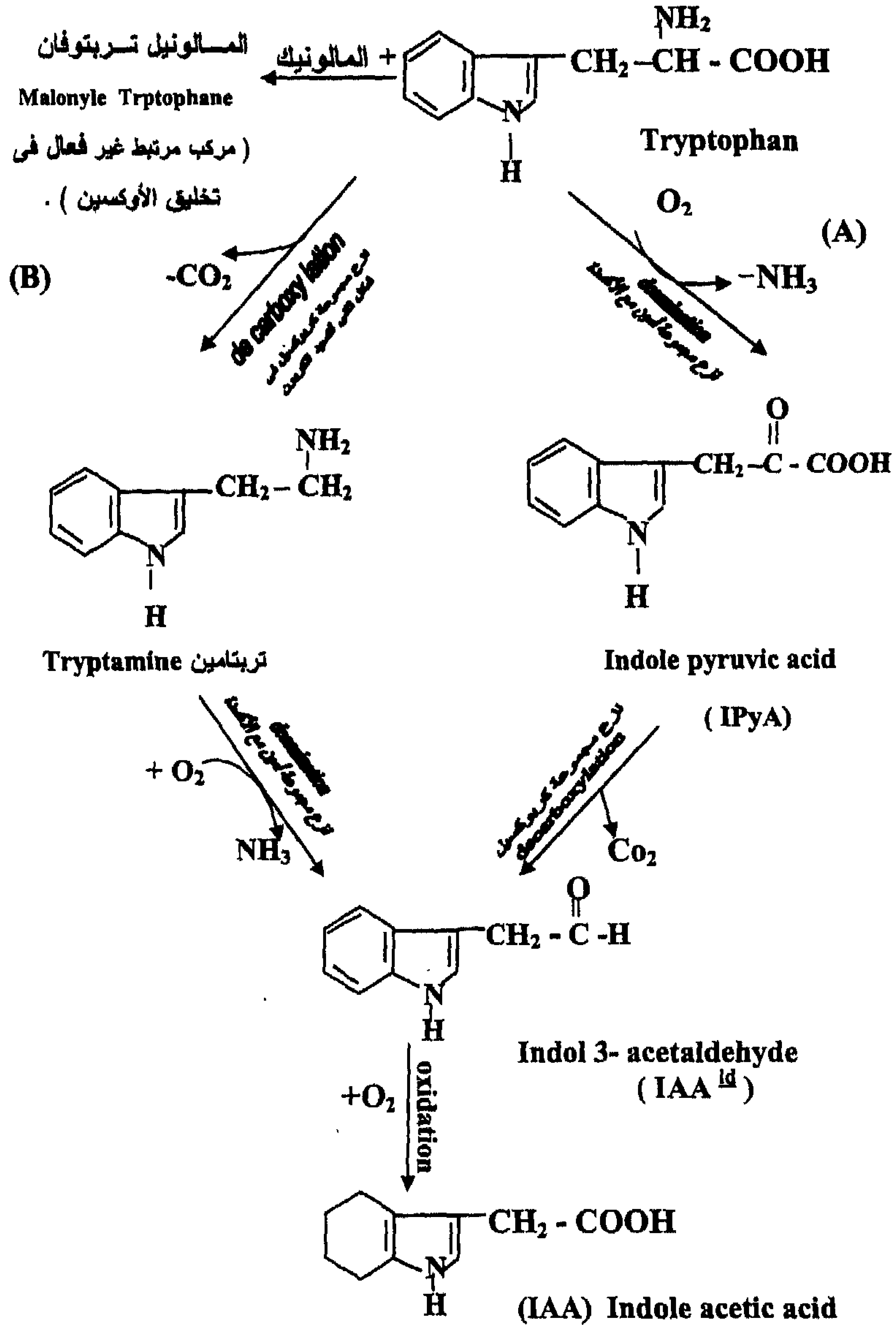
وفى عام 1949 م ، وجد أنه عند وضع قطاعات من أوراق الأناناس ، أو مستخلصاتها ، مع حمض التربتوفان الأمينى ، تحت ظروف قياسية ، فإنه يتكون كل من الأوكسين IAA ومشتقاته ، من إندول بيروفيك أسيد IPyA والتربتامين . وأصبح واضحاً إمكانية تحويل الحمض الأمينى التربتوفان إلى إندول حمض الخليك ، فى مستخلصات الخلايا الحرة للأناناس ، والبسلة ، ونباتات عديدة أخرى ، بمسارات متشابهة ، إلا أن أفراد من الفصيلة الصليبية ، مثل الخردل ، والكرنب ، شكلت فى ذلك مساراً آخر.

وعلى ذلك ، أفترض أن الأوكسين يتكون من حمض التربتوفان الأمينى ، عن طريق مسارين مختلفين Two pathways ، وربما ثلاثة ، وعلى مرحلتين وهما :

المسار الأول : يحدث بواسطة نزع مجموعة الأمين NH_2– من حامض التربتوفان الأمينى من خلال عملية أكسدة ، بواسطة إنزيم amino oxidase ، فيتكون حمض إندول حمض بيروفيك IPyA فى المرحلة الأولى . وفى المرحلة الثانية ، يتم نزع مجموعة كربوكسيل decarboxylation ، من إندول حمض البيروفيك المتكون، مكونا إندول –٣ أسيتالدهيد IAA[1d].

المسار الثانى : ويحدث بنزع مجموعة كربوكسيل COOH – من حامض التربتوفان الأمينى ، فى المرحلة الأولى ، فيتكون التربتامين Tryptamine . وفى المرحلة الثانية ، يتم نزع مجموعة الأمين ، من خلال عملية أكسدة ، بواسطة إنزيم amino oxidase ، فيتكون إندول –٣ أستيالدهيد .

ويعتبر المركب الأخير ، إندول ٣ أسيتالدهيد ، هو البادئ الوسطى ، لتكوين وتخليق الأوكسين فى صورة IAA بالنبات ، وقد أيدت الكثير من التجارب التى أجريت بعد العام ١٩٤٩ م ، هذا الإفتراض ، ويوضح ذلك الرسم التخطيطى الآتى :



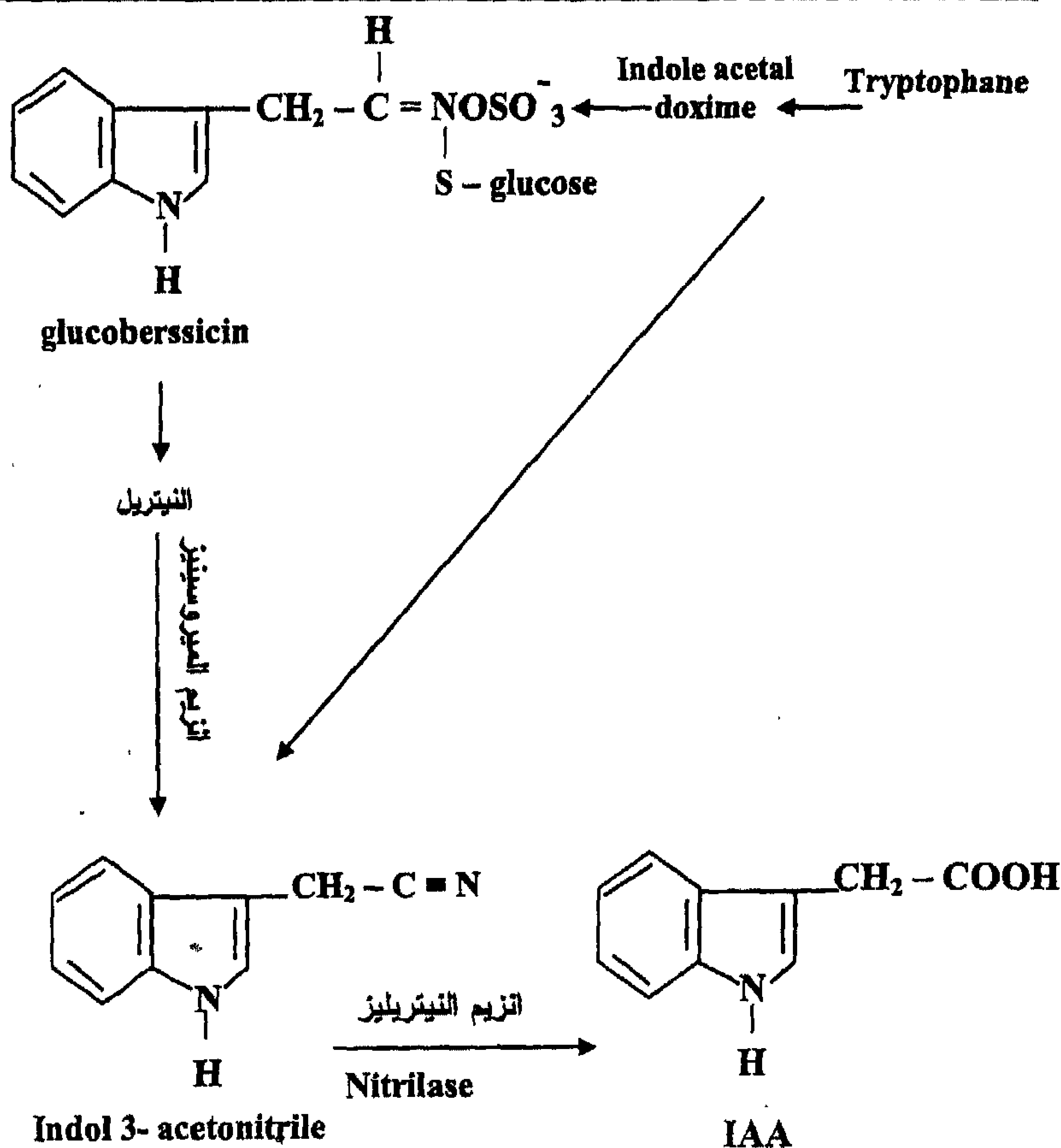
المسار الأول (A) والثانى (B) لتخليق الأوكسين IAA

ومن الجدير بالذكر ، أن حامض التربتوفان الأمينى ، يمكن أن يرتبط مع العديد من المثبطات ، حال وجودها فى الوسط ، مثل وجود المالونيت ، ويتكون المالونيل تريبتوفان ، وهو مركب مرتبط ، غير فعال ، فى تخليق الأوكسين ، ويعيق بناؤه وتخليقه .

هذا . . وقد ثبت وجود أحد أو كلا المسارين معاً ، فى معظم النباتات العديدة ، التى تمت دراستها .

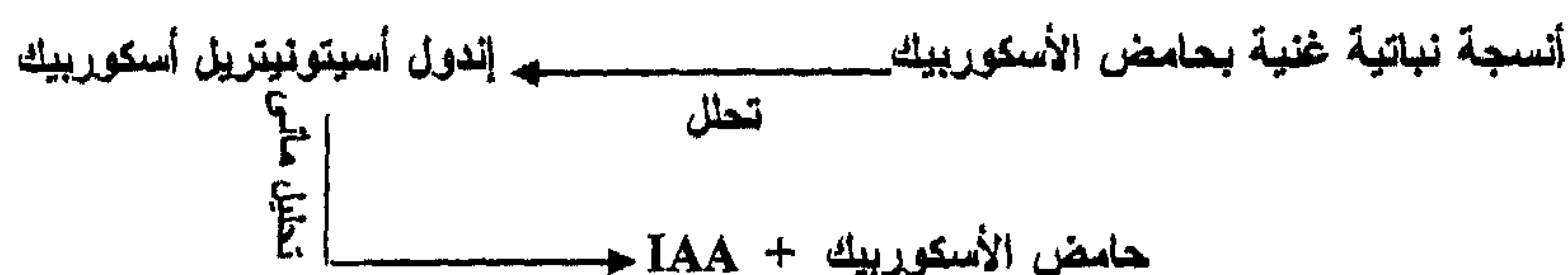
وبأكسدة إندول ٣ أستيالدهيد ، الناتج فى كلا المسارين ، يتخلق الاوكسين IAA ، حيث ثبت إمكانية حدوث هذا التحول بإستخدام المستخلصات الإنزيمية لنباتات مختلفة ، وعديدة .

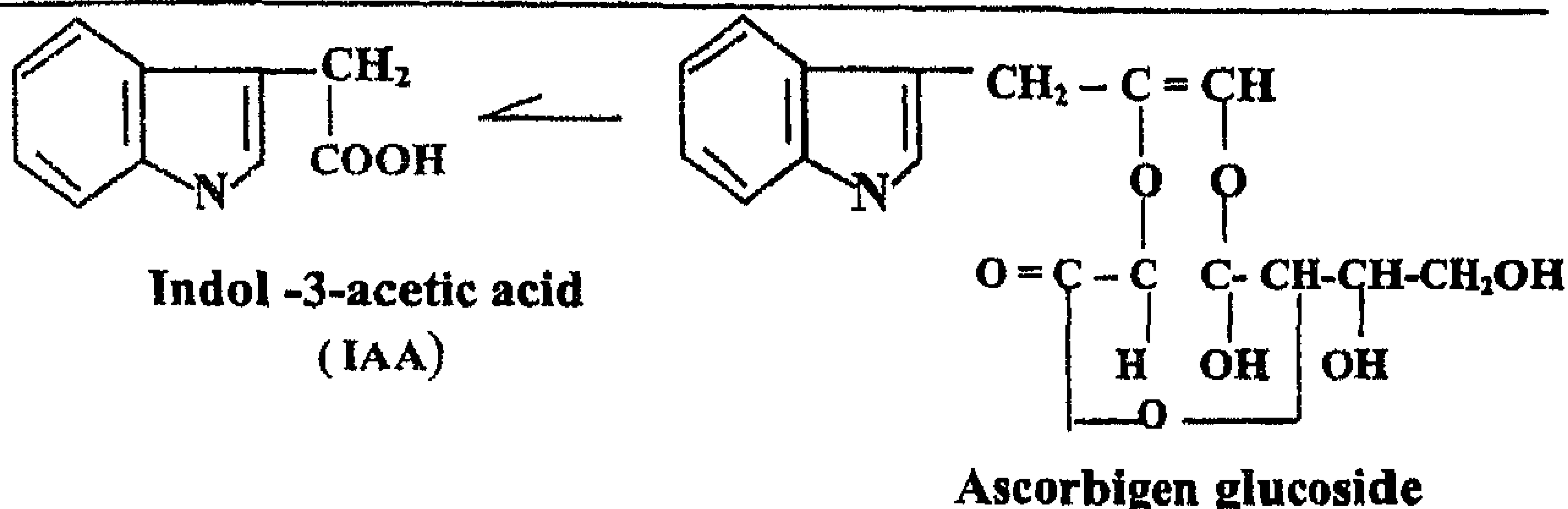
المسار الثالث : وهو مسار محتمل ، أكثر وضوحا فى نباتات الفصيلة الصليبية . وفى هذا المسار يتحول التربتوفان أولاً إلى Indole acetal doxime . ولذا ، يعرف المسار بإسمه ، ثم إلى Indoleaceto nitrile . ثم يستكمل المسار بتكوين الأوكسين IAA ، وتخليقه من الأسيتونيتريل ، بفعل انزيم النيتريليز nitrilase . ويتكون الإندول أسيتو النيتريل ، إما مباشرة ، أو من خلال تكوين ثيوجلوكوسيد Thioglucoside ، المعروف بإسم الجلوكوبراسكين glucobrassicin ، أو مباشرة من مشتقه ، المعروف بإسم نيوجلوكوبارسكين neoglucobrassicin . ويوضح ذلك الشكل التخطيطـــى الآتى :-



مسار **Indole acetal doxime** لتخليق الأوكسين

كما يمكن أن يتكون الأوكسين ، ويتخلق ، كنتيجة طبيعية ، لتحلل الأنسجة النباتية الغنية بحامض الأسكوربيك Ascorbic acid أو مركباته ، مثل جلوكوسيد الأسكوربجين Ascorbigen glucoside ، ويمكن إعتبارهما بوادئ لتخليق الأوكسين، مع تحرر حمض الأسكوربيك ، والشق السكرى ، حسب :





والرسم التخطيطى التالى يمثل رسم تجميعى للمسارات المختلفة لتخليق الأوكسين لتوضيح العلاقة بينها .

Malonate

Malonyle Tryptophane

مركب مرتبط غير فعال فى تخليق الأوكسين

$CH_2 - C - COOH$

NH_2

Tryptophan amino acid

decarboxylation $-CO_2$

deamination O_2 $-NH_3$

$CH_2 - CH_2$ NH_2

Tryptamine

$CH_2 - C - COOH$ (C=O)

Indole pyruvic acid (IPyA)

deamination O_2 $-NH_3$

decarboxylation $-CO_2$

$CH_2 - C = NOSO^{-}_3$

S - glucose

glucobrassicin

$CH_2 - CH$ (=O)

Indole acetaldehyde

oxidation O_2

$CH_2 - C \equiv N$

Indol aceto nitrile

$CH_2 - COOH$

Indol acetic acid (IAA)

$CH_2 - C = CH$

O O O

C – C C- CH-CH-CH₂OH

H OH OH

O

Ascorbigen glucoside

العوامل المؤثرة على تخليق الأوكسينات :

Factors affecting on auxins biosynthesis

لعل أهم العوامل المؤثرة على تخليق الأوكسينات فى النبات ما يلى :

١- **الضوء** : يتكون كمية أكبر من الأوكسين فى الضوء عنها فى الظلام .

٢- **درجة الحرارة** : تنخفض قدرة إنتاج الأوكسين وتخليقه فى الشتاء ، عنه فى الربيع ، حيث ينتج كمية أكبر .

٣- **عمر النبات** : تنخفض قدرة إنتاج الأوكسين وتخليقه مع تقدم عمر النبات .

٤- **الأيونات المعدنية** : يتوقف النباتات عن النمو فى التربة التى تعانى من نقص الزنك ، فهو ضرورى لتكوين الأوكسين ، ومنشط لانزيم Tryptophane synthetase .

٥- **الكائنات الدقيقة** : وجد أن أجناس *Pseudomonas* و *Achromobacter* و *Flavobacterium* لها القدرة على تحويل التربتوفان إلى إندول حمض الخليك ، والمعيشة التكافلية بين النباتات . وهذه الأجناس البكتيرية تساعد على إنتقال الأوكسينات إلى النباتات الراقية . ويدل على ذلك ، أن زراعة نباتات البسلة ، والخيار ، ونباتات أخرى ، فى تربة معقمة لا يتخلق فيها الأوكسين IAA .

ومن الجدير بالملاحظة ، أن الإتجاهات المذكورة هى إتجاهات عامة ، تلخص كثير من نتائج التجارب ، التى أجريت فى هذا المجال . إلا أنها تحتاج لمزيد من الدراسة ، نظراً لتعارض بعض النتائج مع الاتجاهات العامة المذكورة .

ثانياً : هدم الأوكسين وأكسدته :

يتعرض المركب الأوكسينى IAA ، ذو النشاط الانزيمى الكبير ، إلى فقد كميته ، أو انخفاض و خمول نشاطه ، وفقد فعاليته فى الأنسجة النباتية . **وقد ترجع ذلك إلى واحد أو أكثر من العوامل الآتية** : ١- الحركة القطبية للأوكسين ، فهى تؤدى إلى إزالته من مناطق تكوينه ، وإنتقاله إلى أجزاء النبات الأخرى ، أو إلى

٢- تعرض الأوكسين للهدم بالأكسدة . و٣- إرتباط binding الأوكسين مع مركبات ، أخرى فينشأ عنها تكوين مركبات غير نشطة فسيولوجيا ، وفقد فعالية .

وعموماً فإن هناك نظامين – على الأقل – وربما ثلاثة لهدم الأوكسين وأكسدته فى النبات ، وهما غالبى الحدوث هى :

النظام الأول : نظام الأكسدة الإنزيمية ، Enzymatic oxidation ، ويحدث فى الضوء الضعيف ، وترجع أهمية الضوء إلى أنه يمنع تكوين المادة التى تعيق تفاعل البناء والتخليق .

النظام الثانى : نظام الأكسدة الضوئية photo oxidation ، وتحدث فى الضوء القوى ، وقد وجد أن الموجات التى تمتصها صبغات الريبوفلافين ، والبيتاكاروتين ، هى التى يتسبب عنها هذا التأثير المتلف والمثبط للنشاط .

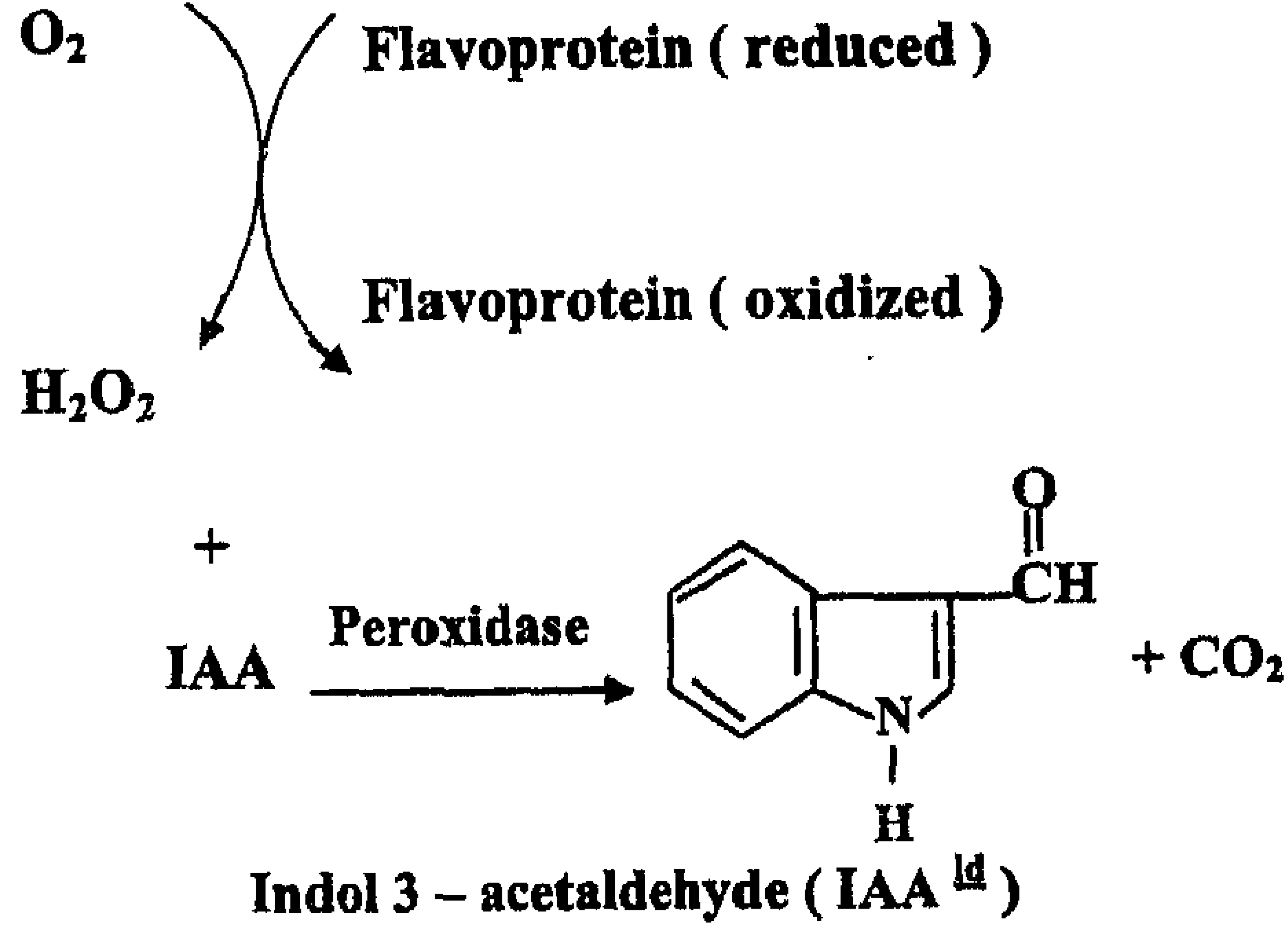
النظام الثالث : الارتباط Binding : ويسبب إرتباط الأوكسين ، مع بعض المركبات الأخرى ، داخل النسيج النباتى ، تكوين بعض من المركبات الغير نشطة فسيولوجيا مسببة خمولة وفقد فعاليته .

أولاً : نظام الأكسدة الإنزيمية : Enzymatic Oxidation

أمكن إثبات وجود عديد من النظم الإنزيمية التى يمكنها أكسدة الأوكسين IAA ، فى العديد من الأنسجة النباتية ، ويبدو أن هناك أكثر من طريق ، أو آلية، تستخدم فى الأكسدة الإنزيمية ، تختلف بإختلاف النباتات ، درس بعضها بعناية مقارنة بالنظم الأخرى . ففى النظام الإنزيمى الخاص بمستخلصات السويقية الجنينية السفلى لبادرات البسلة ، النامية فى الظلام ، وجد أن إنزيم البيروكسيديز Peroxidase ، يلعب الدور الأساسى فى أكسدة الأوكسين IAA ، فى وجود فوق أكسيد الهيدروجين H_2O_2 . ويبدو فى هذا النظام ، أن الفلافوبروتين ، الموجود أصلاً فى الخلايا النباتية ، هو المنتج لفوق أكسيد الهيدروجين . وينتج الأخير نتيجة لأكسدة مركب غير فعال بالخلايا ، يحتمل أن يكون الإندول ألدهيد .

ويلاحظ فى هذا التفاعل ، أن أكسدة جزئ واحد من الأوكسين IAA ، يلزمه $\frac{1}{10}$ جزئ فوق أكسيد هيدوجين ، و جزئ واحد من الأكسجين ، ويخرج جزئ

واحد من ثانى أكسيد الكربون CO_2 من مجموعة الكربوكسيل . ويمر التفاعل خلال ناتج وسطى ، يحتمل أن يكون إندول ألدهيد ، غير معروف طبيعته بالضبط ، يمكن الإستدلال عليه بالأشعة فوق البنفسجية . ويوضح الشكل التالى آلية هذا النظام :



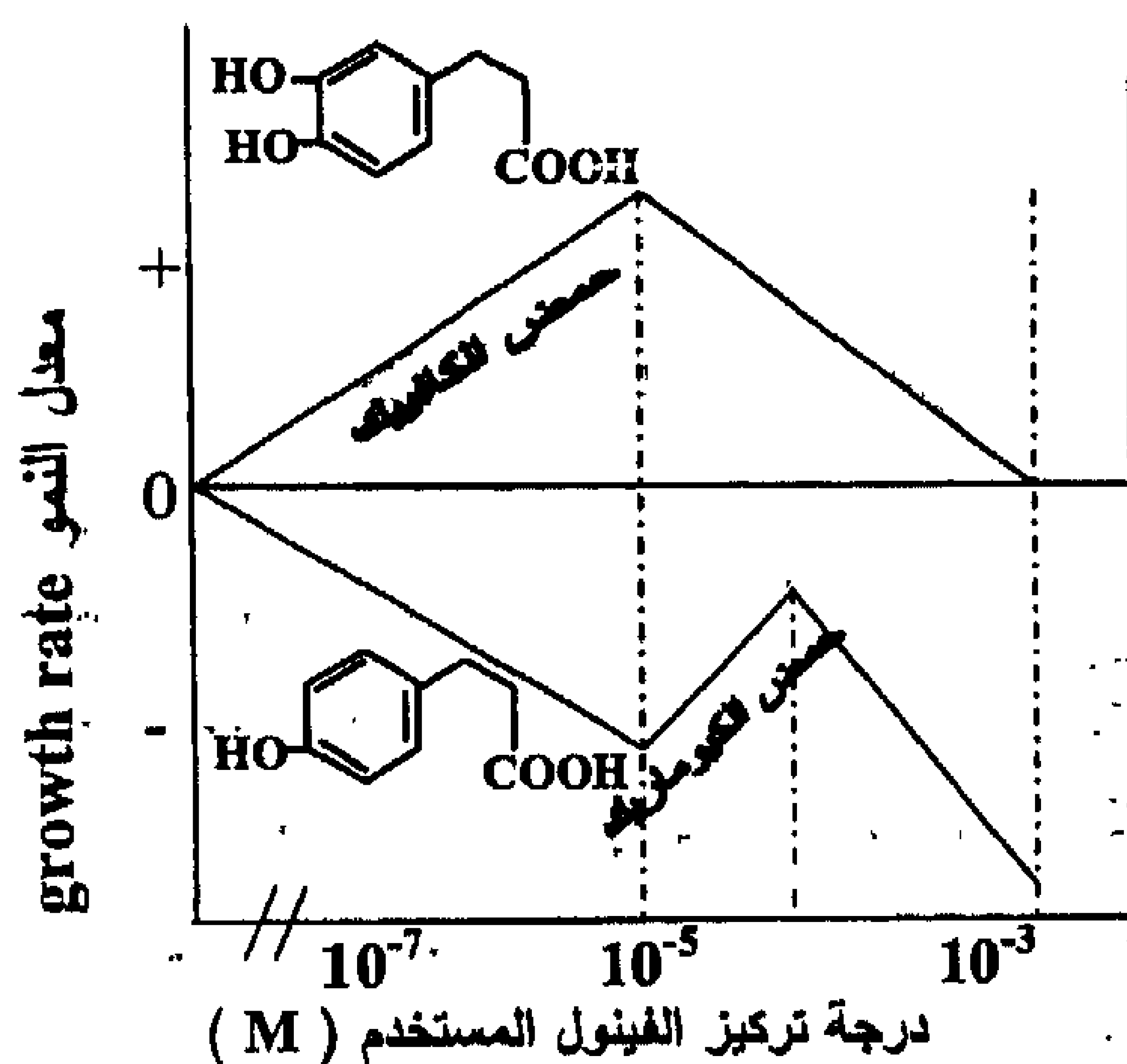
Indol 3 – acetaldehyde (IAA [ld])

وقد أمكن إستخلاص إنزيم IAA oxidase من الأنسجة النباتية للأناناس ، والقمح ، وعباد الشمس ، وغيرها ، من النباتات النشطة فسيولوجيا ، وهو إنزيم فعال فى أكسدة إندول حمض الخليك ، فى الأنسجة النباتية الحية *In vivo* ، إلى مركبات وسيطة عديدة ، أهمها Methylene oxi indole . وقد وجد أن كمية الأوكسجين ، المستهلك فى الأكسدة ، تساوى تماماً كمية ثانى أكسيد الكربون الناتج ، كما وجد أنه يلزم ، لتحفيز النشاط الإنزيمى ، وجود عنصر المنجنيز Mn ، والباراهيدروكسى حمض البنزويك p-hydroxy benzoic acid ، وأى من المركبات الأحادية الفينول؛ مثل حمض الكيوماريك Cumaric acid .

ويفسر ذلك التأثير المثبط للنمو ، فى وجود الفينولات الأحادية ، مثل ، الكيومارين ، وحمض الباراهيدروكسى بنزويك ، حيث تساعد فى نشاط انزيم IAA oxidase الذى يؤكسد الأوكسين IAA ، مخفضا من كميته ونشاطه ، فى الأنسجة النباتية ، على عكس وجود الفينولات الثنائية أو العديدة ، مثل حمض الكافييك ، والكاتيكول ، والبيروجالول Pyrogallol ، فهى ؛ أى الفيولات الثنائية والعديدة ، تعيق

من نشاط الإنزيم المسئول عن أكسدة الأوكسين IAA . وبالتالى ، يحتفظ الأوكسين بمستواه ونشاطه الفسيولوجى داخل النسيج النباتى . هذا بالإضافة للتأثير المشترك ، بينها وبين الأوكسين ، على زيادة النمو ، فقد أشارت التجارب التى أجريت على فول المانج mung bean ، أن هناك تأثيراً إضافياً additive ، مشتركاً ، بين الأوكسين والفينولات الثنائية والعديدة ؛ مثل : حمض الكافيك ، والبيروجالول- كما قلنا - وغيرهما ، على زيادة نمو غمد الريشة ، وتجذير عقل السويقة الجنينية السفلى .

ويوضح الرسم البيانى التالى تأثير إضافة تركيزات متباينة من حمض الكيوماريك coumaric acid (مركب فينولى أحادى الهيدروكسيل) ، وحمض الكافيك caffeic acid (مركب فينولى ثنائى الهيدروكسيل) على معدل نمو غمد الريشة لفول المانج ، وهى تتناسب عكسياً مع درجة نشط إنزيم IAA oxisase .



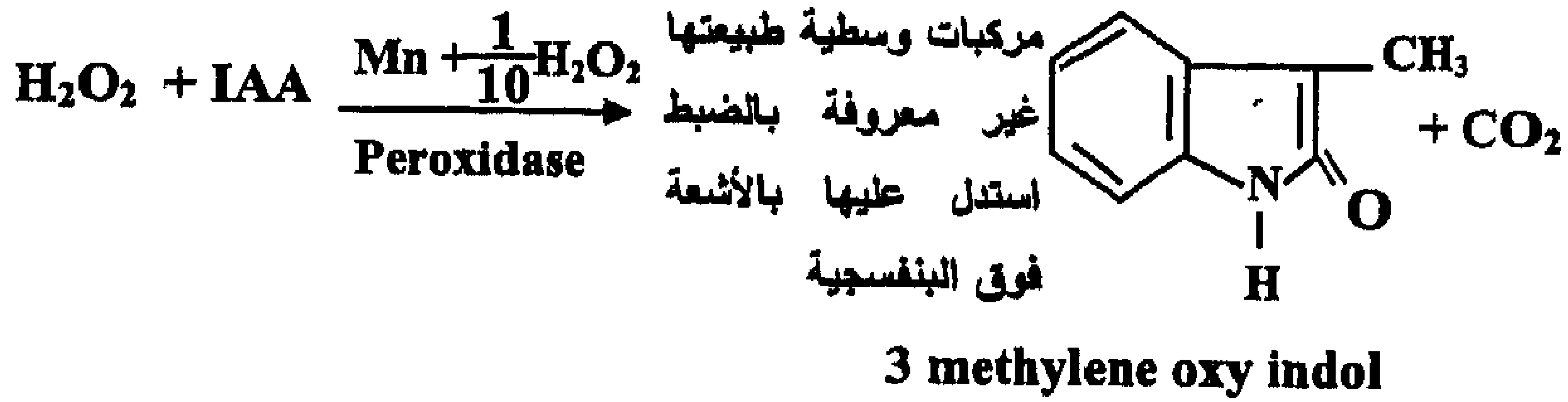
رسم بيانى يوضح تأثير إضافة الفينولات على نمو غمد الريشة فى فول المانج

كما ثبت أن هناك علاقة عكسية ، بين نشاط إنزيم IAA oxidase ، وهو الإنزيم القادر على أكسدة الأوكسين ، الذى أمكن إستخلاصه فعلاً من الأنسجة النباتية ، وبين محتوى النبات من الأوكسين الطبيعى ، فكلما زاد النشاط الإنزيمى المؤكسد ، إنخفض المحتوى الأوكسينى . فالمناطق المرستيمية المحتوية على تركيز مرتفع من الأوكسين ، ينخفض فيها نشاط إنزيم IAA oxidase . والجذور التى يعتقد إحتوائها على كميات قليلة من الأوكسين ، ثبت أن نشاط إنزيم الأكسدة بها مرتفعاً . وفى حالة

البسلة ، لوحظ أنه بتقدم الخلية فى العمر ، ينخفض محتواها من الأوكسين ، فى الوقت الذى يزداد بها النشاط الإنزيمى . ومن الغريب حقاً ، أن تشاهد إرتفاع النشاط الهدمى للأوكسين فى أنسجة النباتات الحديثة ، عند معاملتها بالأوكسين IAA ، أو المركبات الشبيهة له فى التركيب الجزيئى . وهو أمر متوقع مع كائن حى ، يتكيف مع ظروف بيئتة ، فهو الذى يحدد درجة النشاط الإنزيمى الملائمة لنموه ونشاطه ، وأن كلاهما – الأوكسين ، وإنزيم أكسدته – يوجدان فى حالة إتزان ديناميكى ، ويكونّان نظاماً مشتركاً ، يتلاءم ، تماماً ، مع ظروف االوسط ، وقد يلعب الأوكسين نفسه دوراً تنظيمياً فى ذلك ، فإذا زاد تركيزه عن الحد الأمثل اللازم له ، دفع تفاعل ما ، أو مجموعة تفاعلات ، يكون من شأنها أكسدته ، أو زيادة درجة نشاطه ، للحفاظ ، دائماً ، على الإتزان المطلوب .

إحتمالات أخرى لنظام الأكسدة الإنزيمية :

هناك إقتراح بتكوين نواتج أخرى لعملية الأكسدة الإنزيمية ، بالإضافة إلى الإندول ألدهيد ، الذى تم إكتشافه فى البسلة . ويؤكد آخرون ، أن النظم الإنزيمية الخاصة بأكسدة الاوكسين IAA ، توجد فى العديد من النباتات ، وأنها تختلف عن النظام الإنزيمى الأصلى الموجود فى نبات البسلة ، ويؤيد ذلك إمكانية الحصول على نواتج أخرى وسيطة خلاف الإندول ألدهيد . ولو أنه يعتبر الناتج النهائى ، الطبيعي، لأكسدة الأوكسين IAA . **كما أن النواتج الأخرى العديدة ، التى تم الحصول عليها غير معروف طبيعتها بالضبط ، وتختلف بإختلاف النباتات ، وباختلاف النظم الانزيمية الموجودة بها .** ويمكن الإستدلال عليها بالأشعة فوق البنفسجية . ويلاحظ أن طبيعة ، النظام الإنزيمى المسئول عن الهدم ، غير معروفة ، كما أن تكوين مركب ٣ ميثلين أوكسى إندول – كمركب وسطى – فى بعض النباتات ، أمر محتمل ، وأن هذا النظام ، فى النباتات الراقية ، يحتاج لتوفر عنصر المنجنيز Mn ، بينما إحتياج الفطر المسبب للتبقع البنى ، لهذا العنصر ضئيل ، أو معدوم ، كما أن التفاعل يحتاج إلى فوق أكسيد الهيدروجين H_2O_2 . و يؤخر وجود إنزيم الكتاليز Catalase ، أو يعيق ، التفاعل الإنزيمى .



3 methylene oxy indol

وتتباين إحتمالات الأكسدة الانزيمية ، فى النباتات ، بإختلاف أنواعها ، وربما أنسجتها النباتية المختلفة ، وأعمارها الفسيولوجية ، ومحتواها الكيماوى ، فالأنسجة النشطة فسيولوجيا ، يقل فيها تركيز انزيم IAA Oxidase ، مقارنة بالأنسجة المسنة . وهى أقل نموا ونشاطاً . كما أن النظام الإنزيمى المسئول عن الأكسدة يتباين بتباين النباتات . ومن الجدير بالذكر ، أن إنزيم IAA Oxidase هو إنزيم ذو تخصص مطلق ، فهو يختص بإندول حمض الخليك الطبيعى فقط ، ولا يمكنه الإرتباط بالأوكسينات المصنّعة مثل نافثالين حمض الخليك NAA أو 2,4,D (٢ ، ٤ داى كلوروفينوكسى حمض الخليك) . ويفسر ذلك ، إستقرار وفعالية الأوكسينات الصناعية ، فى التأثير على الأنسجة النباتية ، مقارنة بالأوكسينات الطبيعية.

دور المواد الفينولية فى اكسدة الأوكسين إنزيمياً :

تتكون الفينولات الأحادية ، والثنائية ، فى النباتات بشكل طبيعى ، ويمكن أن يتحول أى منهما إلى الآخر ، وهى آلية يتم بها التحكم فى مستوى الأوكسين ، داخل النبات ، زمانيا ومكانيا .

(١) المواد الفينولية الأحادية mono phenols

فالفينولات الأحادية مثل الكيومارين Cumarin ، وحامض البارهيدروكسى بنزويك p-hydroxy benzoic acid ، والداى كلوررو فينول 2,4 Dichloro phenol تعمل على إسراع وتحفيز نظم الأكسدة السابقة ؛ وذلك لأنها تعمل كعامل مساعد Co-Factor ، ضرورى لنشاط إنزيم IAA oxidase . كما أن هذه المواد

الفينولية تتحد مع الأوكسينات ، وتكوّن مركبات أكثر تعقيداً ، ذات وزن جزيئى كبير ، وحجم جزيئاتها أكبر ، مما يكبح من إنتقالها خلال أنسجة اللحاء .

(٢) المواد الفينولية العديدة Poly phenols

تعمل الأورثوفينولات Orthophenols (الفينولات العديدة) ، مثل البيروجالول Pyrogalla ، و الكاتيكول Catechol ، وغيرهما ، على تثبيط نظم الأكسدة السابقة ؛ نظراً لتأثيرها السام على إنزيمات أكسدة الأوكسين .

فإنزيمات الفينول أوكسيديز Oxidase ؛ مثل التيروسينيز Tyrosinase والذى يحفز تحويل التيروسين ، وهو مركب فينولى أحادى إلى Dihydroxy phenyl alanine ، وهو مركب فينولى ثنائى ، وذلك بإدخال مجموعة (OH -) ثانية على المركب الفينولى ، يعيق أكسدة الأوكسين ، نظراً لأنها تعمل على تحويل المركب الفينولى الأحادى ، النشط فى أكسدة الأوكسين ، إلى مركب فينولى ثنائى Diphenol المثبط للأكسدة .

ثانياً : الأكسدة الضوئية Photo –Oxidation

تتم الأكسدة الضوئية للأوكسين فى الضوء القوى ، وخاصة فى الأطوال الصغيرة لأطيافه ، كما تساهم فى إنحناء العضو النباتى تجاه الضوء (الإنتحاء الضوئى) . فقد ثبت أن جزيئات الأوكسين لا تمتص الطاقة ، من الطيف المنظور للضوء ، ولكنها تفقد فاعليتها ، ويُفقد خواصها الفسيولوجية عند تعرضها فى المعمل *In vitro* لأشعة متأينة ؛ مثل أشعة X ، أو جاما ، أو الأشعة فوق البنفسجية UV . كما ثبت توقف النشاط الفسيولوجى للأوكسين داخل الأنسجة الحية *In vivo* تماماً كما فى المعمل ، عند التعرض لهذه الأشعة ، وقد تتلف جزيئاته تماماً .

وقد دعت هذه الملاحظات (فقد فعالية الأوكسين بفعل الإشعاعات الضوئية ، وفقد خواصه الفسيولوجية أو تلفه عند تعرضه للأشعة المتأينة) إلى الإشارة بأن التلف نتيجة لأكسدة الأوكسين فى وجود الإشعاع . ويرجع فقد النشاط إلى إمتصاص جزيئات الأوكسين ، لكمية كبيرة من الطاقة ، يكون من شأنها تحلله إلى مركبات غير نشطة فسيولوجيا . ويلزم لحدوث الأكسدة الضوئية للأوكسين ، وجود صبغات

الريبوفلافين Riboflavine (أحد مجموعات الفيتامينات المعقدة) و البيتاكاروتين β carotene ، والأيوسين Eosine ، وغيرها من المركبات ذات الوميض Fluorescent ، والتى تعمل كعوامل مساعدة ، مستقبله للضوء ولازمه للأكسدة ، وهى مركبات واسعة الإنتشار فى النباتات ، تتطابق قمة إمتصاصها للضوء ، مع تأثير طيف الأكسدة الضوئية لإندول حمض الخليك . كما قد يلزم ارتفاع نشاط إنزيم السيتوكروم أوكسيديز Cytochrome oxidase .

وفى هذا النوع من الأكسدة ، يلزم لأكسدة الجزئ الواحد من الأوكسين IAA ، استهلاك جزئ من الأكسجين O_2 ، وكمية كبيرة من الطاقة الضوئية ، وينتج عن الأكسدة نواتج عديدة ، غير نشطة فسيولوجيا ، وليس لها نشاط أوكسينى ، أهمها :

Indol glycolic acid - Indol carboxylic acid -3 metnylene oxyindol , 3-methyl oxyindol , 3 – hydroxy oxyindol .

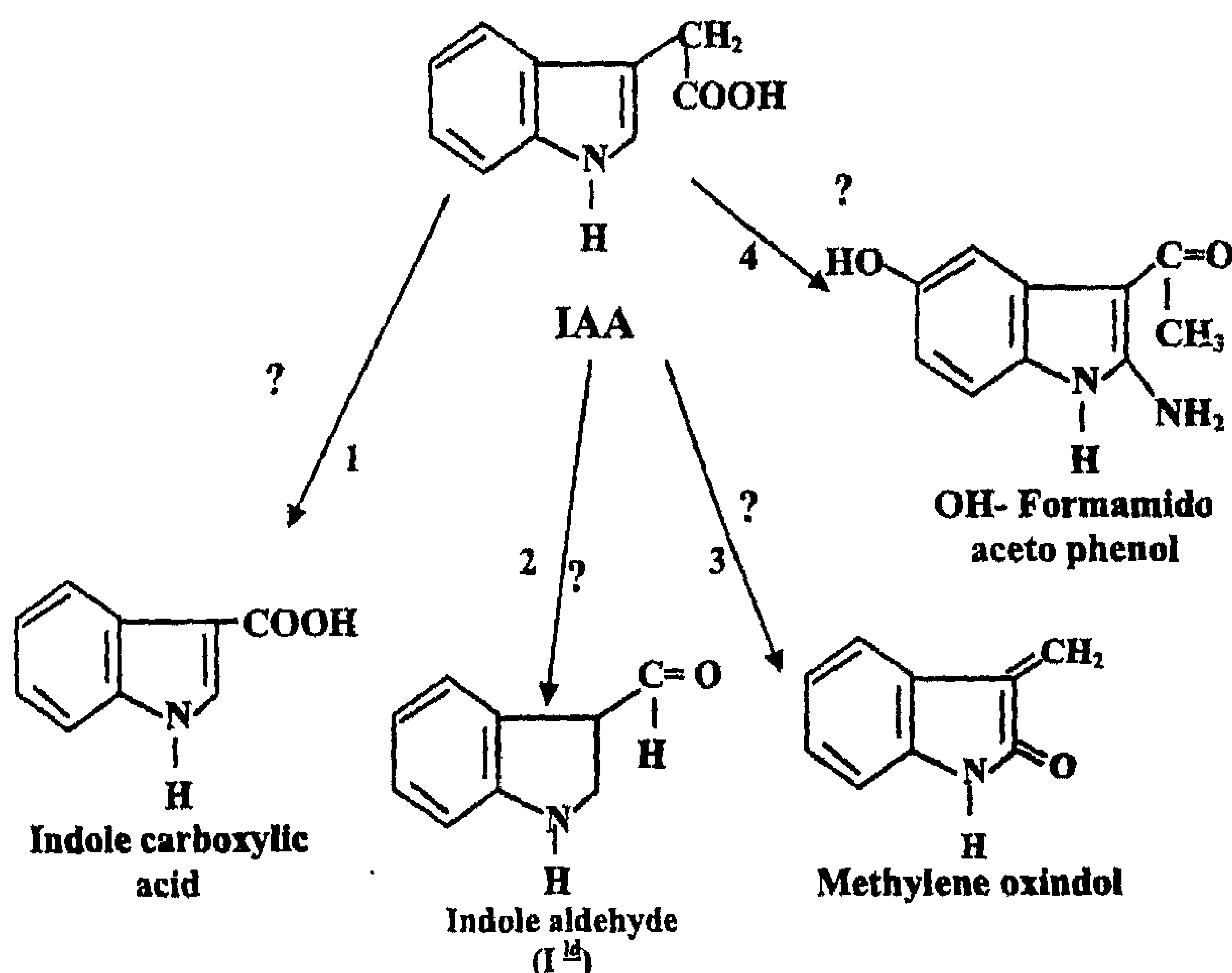
ويفقد القليل من الأوكسين IAA فاعليته بالأكسدة الضوئية المباشرة ، إلا أن معظم الأوكسين يُفقد بالأكسدة الغير مباشرة بالإشعاع ، من خلال تأثيره على النظام الإنزيمى الخاص بتحويل حامض التربتوفان الأمينى إلى الأوكسين IAA . ويتأكسد محلول أندول حمض الخليك بسرعة ، عند تعريضه للضوء ، فى وجود الريبوفلافين .

وترجع أسباب تلف الأوكسين عند تعرضه للأشعة المتأينة ، مثل : الأشعة فوق البنفسجية ، إلى امتصاص التركيب الحلقى لجزئ الأوكسين لهذه الأشعة . ويتم معظم الإمتصاص عند طول موجه 280 nm . ويعتبر الضوء الأزرق ، عند طول موجة 445 نانومتر ، أكثر تأثيراً على الأكسدة الضوئية ، من ضوء الموجات الأخرى . ويرجع السبب فى ذلك ، إلى أن قمة طيف إمتصاص صبغة الريبوفلافين ، تتطابق مع طيف إمتصاص منطقة الأشعة الحمراء .

دور النيتروجين فى الأكسدة الضوئية :

ومن ناحية أخرى ، وجد أن تلف الأوكسين قد يكون معدوماً عند وضع النبات فى جو مشبع من النيتروجين . ويرجع ذلك إلى أن التركيز المرتفع من النيتروجين يثبط من عملية الأكسدة . علاوة على تأثيره الإيجابى على إمتصاص الصبغات النباتية للضوء .

وبالمقارنة بين الأكسدة الإنزيمية والأكسدة الضوئية للأوكسين ، لوحظ أن هناك من الأدلة على أن القليل فقط من الأوكسين IAA ، هو الذى يفقد فعاليته وخواصه بالأكسدة الضوئية ، بينما تلعب الأكسدة الإنزيمية الدور الأكبر فى هذا الشأن . كما لوحظ أن تلف الأوكسين نتيجة تعرضه للإشعاع يكون بطريق غير مباشر ، حيث يكون التلف من خلال تأثير الأشعة على النظام الإنزيمى المسئول عن تحويل الحمض الأمينى التربتوفان إلى أوكسين IAA . ويلخص الرسم التخطيطى التالى نواتج أكسدة الأوكسين :



ثالثاً : الإرتباط Binding :

يفقد الأوكسين نشاطه الفسيولوجى حال وجوده فى صورة مرتبطة ، مع أى من الجزيئات الحيوية الأخرى ، فى مسرح التفاعل الكيماوى بالخلية . ويتم الارتباط عن طريق مجموعاته الكربوكسيلية الحرة . والأوكسين قابل للإرتباط مع أى من جزيئات السكرات ، أو الأمينات الحرة ، كما ينتشر الإرتباط مع الأحماض الأمينية . ويلعب هذا الإرتباط دوراً هاماً فى تنظيم العلاقة بين صورته الحرة و المرتبطة ، أى

بين نشاطه وخموله . وهى ميكانيكية هامة للتحكم فى الاتزان الهرمونى الداخلى ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية ، المنعكس عن وجودها فى حالة إتزان ديناميكى مع ظروف البيئة أو الوسط .

ومن أمثلة المركبات الخاملة فسيولوجياً ، الناتجة عن إرتباط الأوكسين ، إسترجلوكوز إندول حمض الخليك ، وأمينو سيتول إندول حمض الخليك ، حال إرتباط الأوكسين IAA برابطة إستر مع سكر الجلوكوز ، والكحول السكرى أمينوسيتول ، على الترتيب .

ومن أمثلتها ، أيضا ، حمض إندول أستيل أسبارتيك ، وحمض إندول أستيل جلوتاميك ، ومدمج إندول حمض الخليك مع البروتين . وجميعها مركبات خاملة النشاط الفسيولوجى ، ناتجة عن إرتباط جزئ إندول حمض الخليك مع الحمض الأمينى أسبارتيك ، والجلوتاميك ، أو أى جزئ بروتينى آخر ، على الترتيب .

ومن الجدير بالذكر ، أن إرتباط الأوكسين مع جزيئات السكر ، الحيوية ، هى أكثر شيوعاً ، وأوسع إنتشاراً فى النباتات ، عنها مع جزيئات البروتين ، أو الأحماض الأمينية ، وذلك لقابلية هذا الارتباط للإنعكاس وهى – كما قلنا– ميكانيكية خاصة للنبات ، يتخذها وسيلة للحفاظ على الإتزان الهرمونى الداخلى ، علاوة على توافر النظم الإنزيمية ، اللازمة لذلك ، وهى القابلة للإنعكاس .

الأوكسينات المخلقة The Sythetic Auxins

- مركبات تمثل التغير فى تركيب الحلقة ، ولها نفس النشاط :
  - أندين ٣ حمض الخليك – بنزوفيوران ٣ حمض الخليك – بنزوفيوران ٢– حمض الخليك .
- مركبات تمثل الإختلافات فى السلسلة الجانبية ولها نفس النشاط :
  - مركبات تحتوى على ٣ ذرات كربون فى السلسلة الجانبية .
  - مركبات تحتوى على ٤ ذرات كربون فى السلسلة الجانبية .
  - مركبات تحتوى على حمض البيروفيك فى السلسلة الجانبية .
- مركبات تختلف فى التركيب الجزيئى ، ولها نفس الأثر الفسيولوجى:
  - مركبات النفتالين خليك – مركبات النفثوكسى خليك – مركبات الفينيل خليك – مركبات حمض البنزويك .
- إمتصاص الأوكسينات المخلقة وإنتقالها .

الفصل السادس عشر

الأوكسينات المخلقة

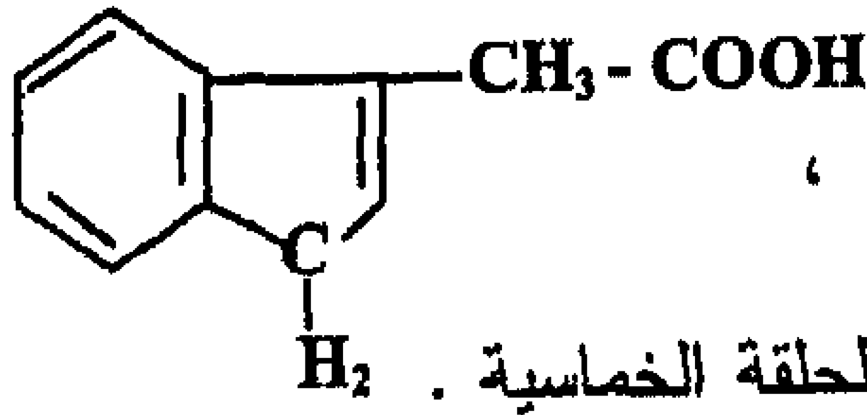
The Synthetic Auxins

أدى معرفة التركيب الكيماوى البسيط للأوكسين الطبيعى IAA ، ومعرفة توزيع ذراته فراغياً داخل الجزئ ، إلى محاولات تخليق مركبات مشابه له ، وإختبار تأثيرها الفسيولوجى ، على النمو .

ومن أمثلتها :

أولاً : مركبات تمثل التغير فى تركيب الحلقة ، ولها نفس تركيب الأوكسين الطبيعى IAA ، ولها تأثيرات منشطة :

(١) أندين -٣ - حمض الخليك Indene-3 – acetic acid

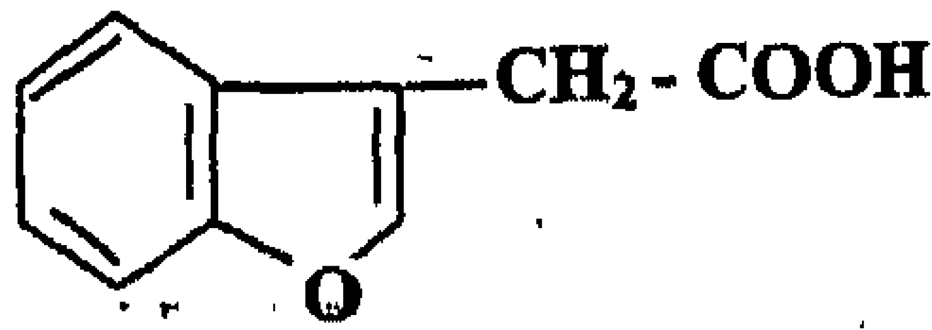


وله نفس تركيب الأوكسين IAA مع بعض الإختلافات ،

حيث تم إحلال ذرة كربون محل ذرة النيتروجين على الحلقة الخماسية .

(٢) بنزوفيوران ٣- حمض الخليك

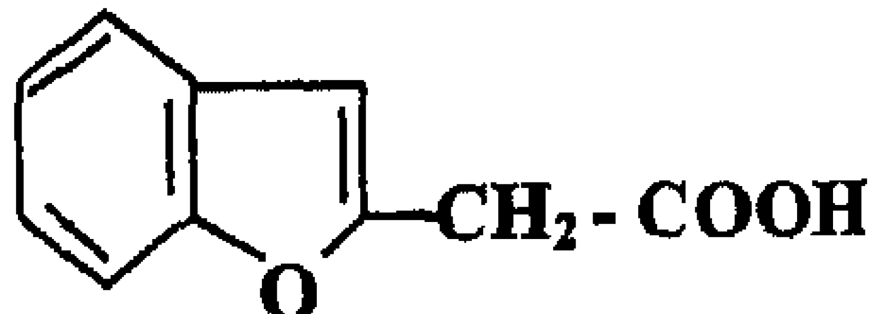
Benzofurane -3 acetic acid



وله نفس تركيب الأوكسين IAA ، مع إحلال ذرة (O) محل ذرة النيتروجين على الحلقة الخماسية ، فى جزئ الأوكسين .

(٣) بنزوافيوران ٢- حمض الخليك

Benzofurane – 2- acetic acid

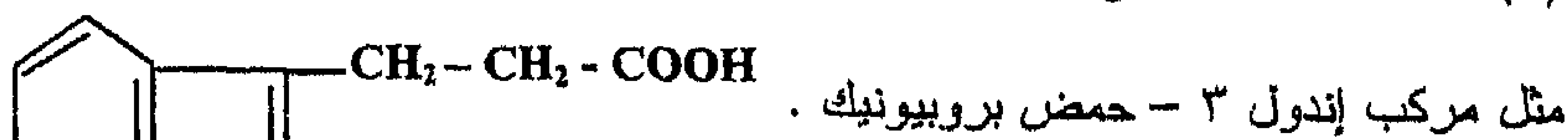


وهو نفس تركيب بنزافيوران ٣- حمض الخليك ، ولكن تحمل السلسلة الجانبية على ذرة الكربون رقم ٢ بدلا من ٣ .

ثانياً : مركبات تمثل الإختلافات فى السلسلة الجانبية ، ولها تأثيرات منشطة :

(١) مركبات تحتوى على ٣ ذرات كربون فى السلسلة الجانبية

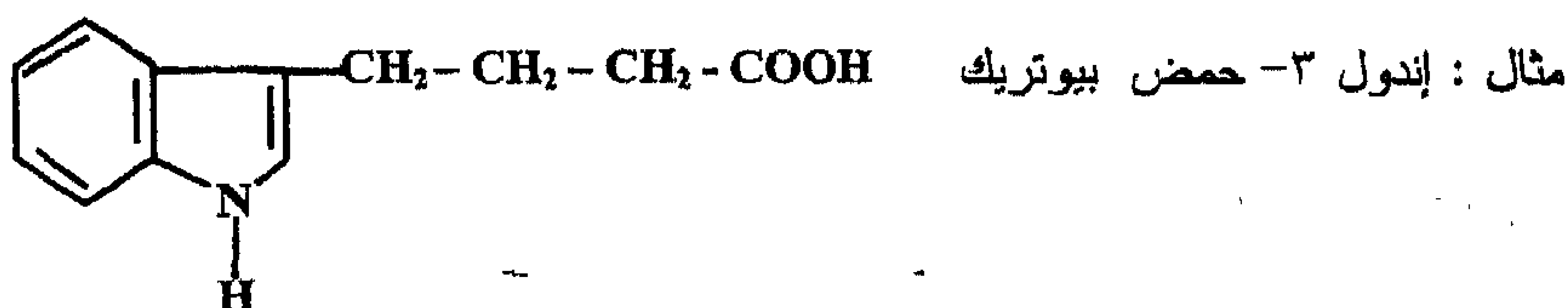
مثل مركب إندول ٣ – حمض بروبيونيك .



Indol – 3- Propunic acid
(IPA)

(٢) مركبات تحتوى فيها السلسلة الجانبية على ٤ ذرات كربون :

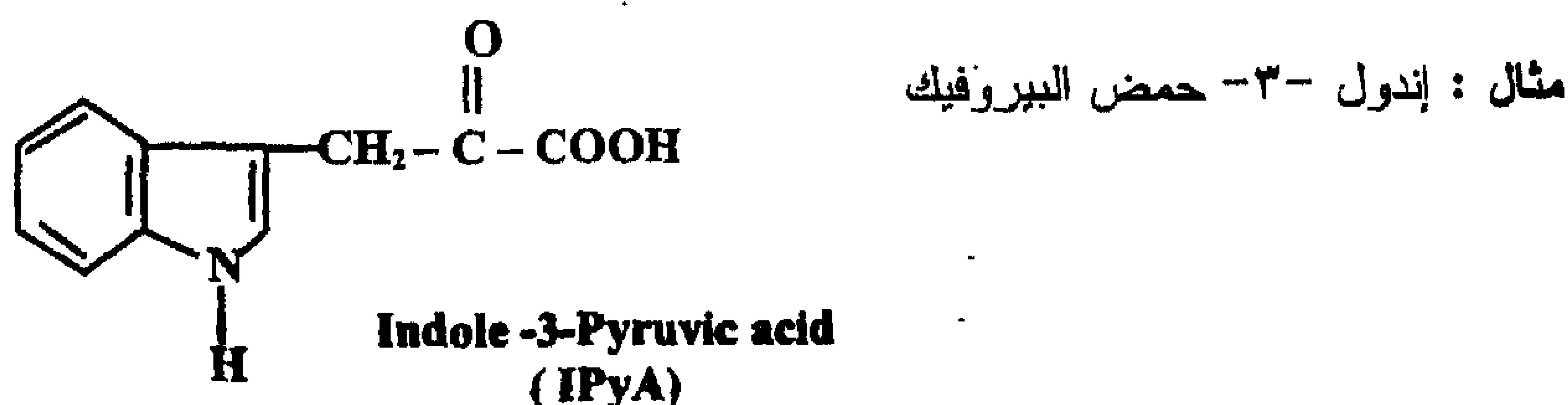
مثال : إندول ٣– حمض بيوتريك



Indole -3- butyric acid (IBuA)

(٣) مركبات تحتوى السلسلة الجانبية فيها على حامض البيروفيك :

مثال : إندول –٣– حمض البيروفيك

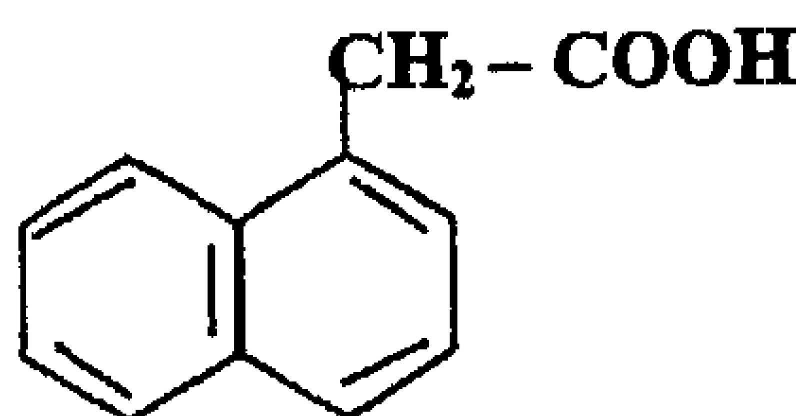


Indole -3-Pyruvic acid
(IPyA)

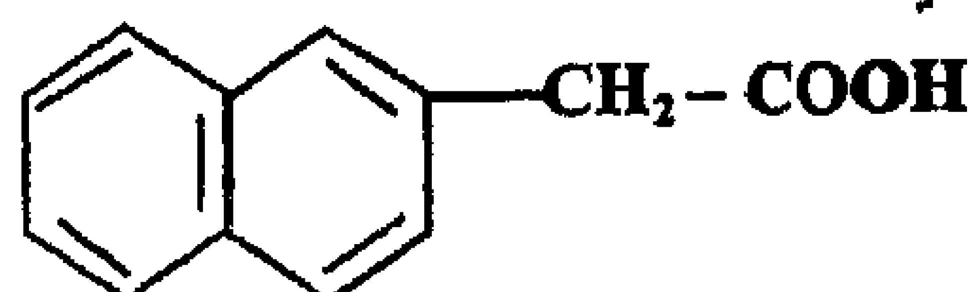
ثالثاً : مركبات تختلف فى التركيب الجزيئى ولها نفس التأثير الفسيولوجى :

(١) مركبات النفتالين حمض الخليك :

وفيها تُحمل السلسلة الجانبية على حلقة نفتالين . ومن أمثلتها ألفا وبيتا نفثالين حمض الخليك.



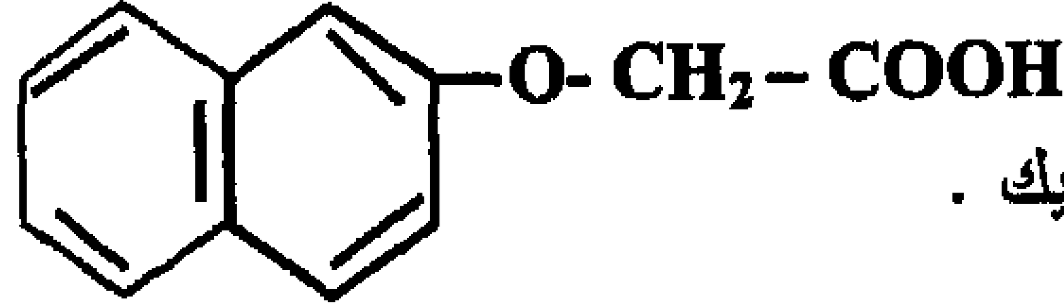
∝- (1) naphthaline acetic acid
(∝ NAA)



β (2) naphthaline acetic acid
β . NAA

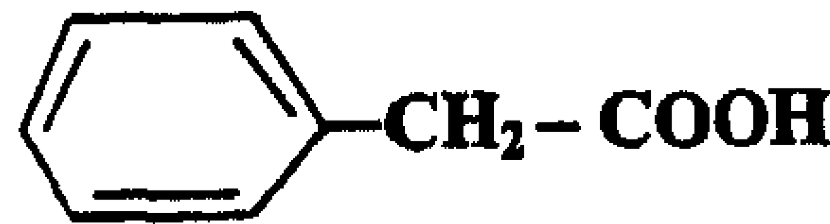
(٢) مركبات النفثوكسى حمض الخليك :

ومن أمثلتها ، مركب نافثوكسى حمض الخليك .



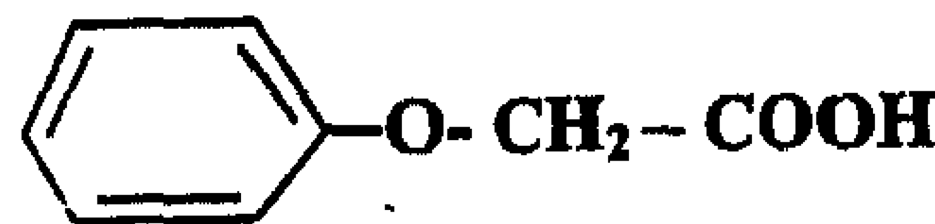
Naphthoxy acetic acid
(NyAA)

(٣) مركبات الفينيل : ومنها فينيل أستيك أسد :



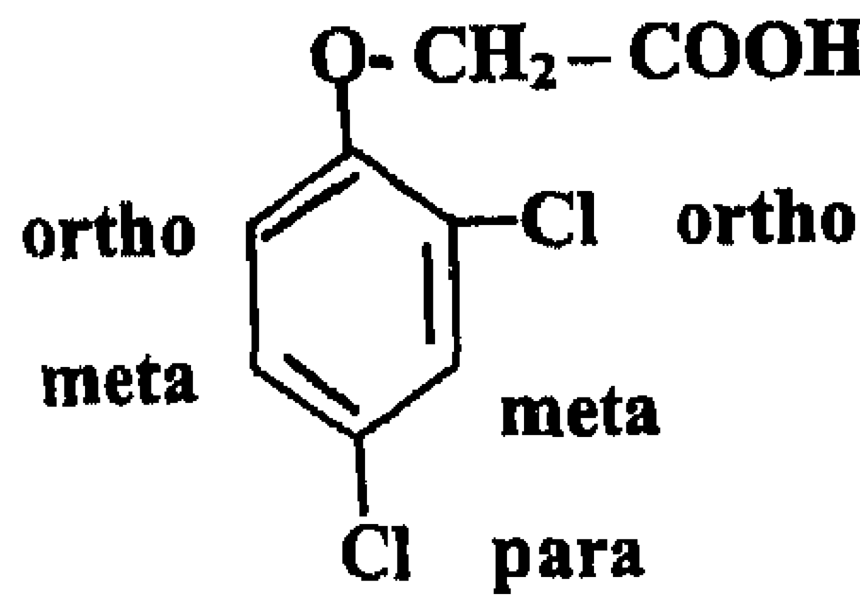
Phenyl acetic acid

٤ – مركبات فينوكى : ومنها فينوكسى حمض الخليك :

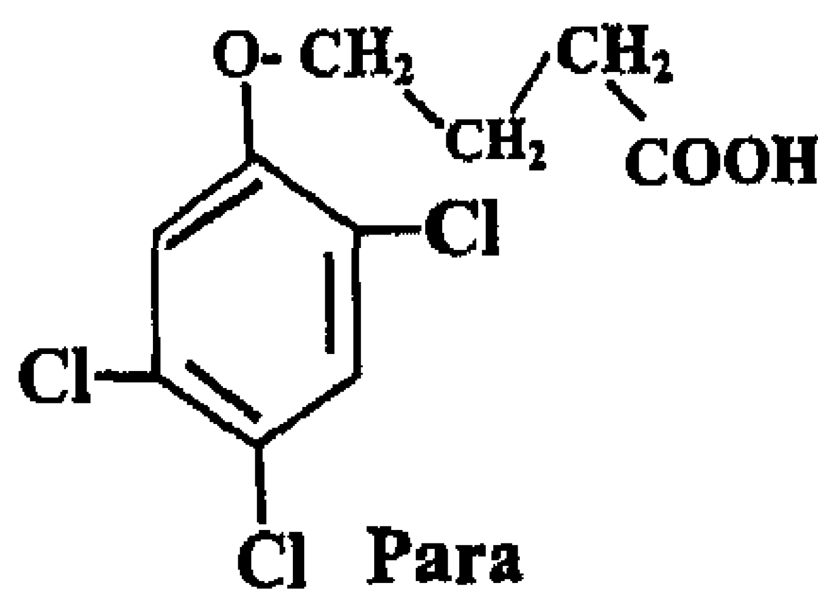


phenoxy acetic acid

ومع اكتشاف مركبات الفينوكسى ، والتى يتبعها مركب -2,4 (2,4-D) Dichlorophenoxy acetic acid ، وهو أعلى أفراد هذه المجموعة نشاط أوكسيناً ، لوحظ أن الأكسدة فى الوضع بيتا ، تؤدى إلى تكوين مركب فينولى . ويتوقف مدى حدوث هذه الأكسدة على نوع النبات ، ودرجة الإستبدال على حلقة الفينوكسى . فعلى سبيل المثال ، وجد أن مركب 2,4,5- Tri chlorophenoxy butyric acid ، الموضح تركيبه أمامه ، لا تحدث أكسدته ، بل يظل ثابتاً دون تغير فى نبات البسلة ، بينما يتعرض للأكسدة فى الوضع بيتا فى نبات القمح .



(2,4 D)

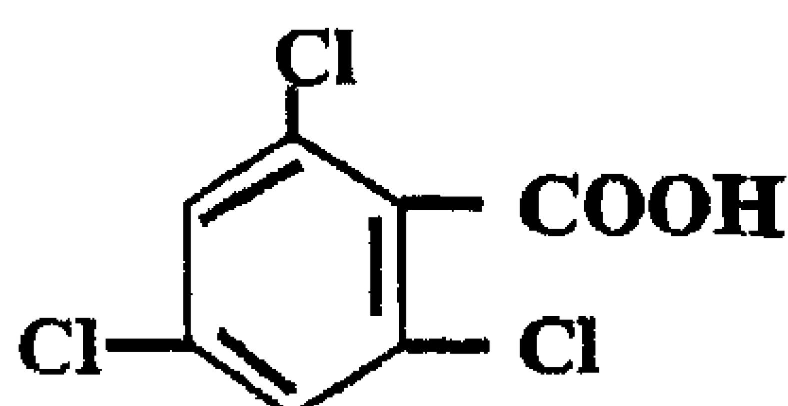


(2,4,5 T)

على حين يتعرض مركب 2,4,D للأكسدة فى كل من البسلة والقمح .

٤- مركبات حمض البنزويك :

ومنها ، المركب الأوكسينى 6,4,2 تراى كلورو حمض البنزويك – 2,4,6 Tri chloro Benzoic acid (2,4,6 T B A) .



2,4,6 Tri Chloro Benzoic acid

(2,4,6 T B A)

ومن الجدير بالذكر ، أن جميع مركبات الإندول الأوكسينية ، التى تتميز بطول السلسلة الجانبية ، مثل : مركب إندول حمض بيوتريك (IBuA) تتعرض ، عند دخولها فى النبات ، إلى الأكسدة ، بآلية الأكسدة فى الوضع بيتا ، وبالتالى ينخفض طول السلسلة الجانبية بمعدل ذرتى كربون فى كل دورة . فلقد ثبت ، منذ فترة طويلة ، أن المركبات الأوكسينية ذات السلسلة الجانبية الزوجية العدد من ذرات الكربون even number ، تتعرض للأكسدة داخل النبات ، وتفقد خلالها ذرات كربون ، وتتحول ، فى النهاية ، إلى سلسلة حامض الخليك ، والتى تتميز بنشاطها الأوكسينى المرتفع ، لتشابهها مع تركيب الأوكسين الطبيعى IAA .

بينما المركبات الأوكسينية ذات العدد الفردى odd number ، فإن سلسلتها الجانبية تتعرض للأكسدة ، أيضا ، فى الوضع بيتا ، وتفقد ذرات الكربون منها مثنى مثنى ، وتنتهى إلى مشتقات عديمة النشاط الفسيولوجى مثل : مركبات حمض الفورميك Formic acid (ذرة كربون واحدة) ، أو ضعيفة النشاط الأوكسينى ، مثل : مركبات حمض البروبيونيك (٣ ذرات كربون) .

أما أكسدة مركبات الفينوكسى فى الوضع بيتا ، فهو يؤدى ، كما أسلفنا ، إلى تكوين مركب فينولى . معتمداً على نوع النبات ، ودرجة الإستبدال فى الحلقة ، وذكرنا أن مركب 2,4 . 5. T ، يتعرض للأكسدة فى نبات القمح ، بينما لا يحدث له أى تغيير فى نبات البسلة .

إمتصاص الأوكسينات المخلقة وإنتقالها

لوحظ عند إضافة الأوكسينات الصناعية إلى جذور النباتات فى التربة ، إدمصاص بعضها على الأسطح الفعالة لحبيبات التربة ، وإمتصاص البعض الآخر عن طريق جذور هذه النباتات المنزرعة . ويمكن مشاهدة أثر إمتصاص الأوكسين على النبات ، والإستدلال على تحركه ، وإنتقاله لأعلى ، من ملاحظة إستجابة الأجزاء الهوائية للنباتات المعاملة .

ويتوقف نوع ، ومدى الإستجابة ، لهذه الأوكسينات المضافة ، على الكمية التى استطاع النبات إمتصاصها ، والكمية التى إنتقلت خلال أنسجته ، ومدى قدرة النبات على الإستجابة لهذه المادة المستعملة .

فالأنسجة والأعضاء النباتية ، تمتص الأوكسينات المصنعة ، بدرجات متباينة ، حتى وإن كانت مغطاة بطبقة من الكيوتيكل ، أو كانت جدر خلاياها سميكة . ومع ذلك ، فإن إمتصاص هذه المواد من خلال الجذور ، والأوراق ، يكون أكثر سهولة ، بدرجة ملحوظة ، عما إذا إمتصت عن طريق الأعضاء الأخرى كالسوق أو الأزهار والثمار .

ويمكن قياس معدل إمتصاص الأوكسينات المخلقة ، إما بتقدير مدى الإستجابة المورفولوجية ، والتشريحية ، والفسيولوجية ، التى تحدث عقب المعاملة ، أو بتقدير كمية الهرمون المتبقى ، في الأجزاء المعاملة . كما يمكن قياس معدل الإمتصاص ، بإستخدام النظائر المشعة .

ويختلف الباحثون حول آلية إمتصاص الأوكسينات المخلقة ، فيرى البعض أن الأوكسينات المخلقة تمتص بطريقة شبيهة بإمتصاص الماء والذائبات ، عن طريق الإنتشار البسيط ، وتخضع فى ذلك لقوانين الإنتشار المعروفة . بينما يرى آخرون أن الأوكسينات تدخل الخلايا النباتية من خلال النشاط الحيوى ، ويشارك فى ذلك عملية الإنتشار .

ويعتمد مسار إنتقال الأوكسينات المخلقة ، من خلال أنسجة النبات ، على الطريقة التى تم بها الإنتشار ، فإذا امتصت الأوكسينات بمعرفة الجذور ، فإن إنتقالها سيكون ، بالضرورة ، مع تيار الماء والأملاح عبر نسيج الخشب ، أما إذا تم الإمتصاص عن طريق ثغور الأوراق ، أو خلال بشرتها ، فإن الإنتقال لابد وأن يكون خلال نسيج اللحاء . حيث يرتبط ذلك بإنتقال المواد المخلقة داخل النبات .

هذا . . وقد لوحظ إنتقال الأوكسين إلى أعلى النبات ، وإلى أسفله ، عند إضافة الأوكسين إلى الجزء الوسطى للنبات ولكن ، الإنتقال الغالب كان وجهة قمة النبات فالإنتقال يتأثر – بطريقة ما – بالنظام الإنتقالى لنواتج التخليق الضوئى ، والتمثيل الغذائى داخل النبات . فإذا كانت الظروف غير ملائمة لإنتقال نواتج التمثيل الغذائى تكون ، أيضاً ، غير ملائمة لإنتقال الأوكسين .

ومن الجدير بالذكر ، أنه لا يوجد إرتباط واضح ، أو معنوى ، بين معدل إنتقال الهرمون الصناعى ، المضاف إلى الأوراق ، ومعدل إمتصاص الأوراق لهذا الهرمون .

العوامل المؤثرة على إمتصاص الأوكسينات المخلقة وإنتقالها

١- عمر النسيج النباتى :

وجد أن معاملة الأعضاء الناضجة ، مثل : الأوراق ، والسوق ، والثمار المكتملة النمو ، بالأوكسينات المخلقة ، تكون الإستجابة محدودة للغاية ، عما إذا عوملت الأعضاء حديثة النمو . ويرجع ذلك ، لسرعة إمتصاص وإنتقال الأوكسينات فى الأعضاء الحديثة عنها فى الأعضاء المسنة .

٢- الضوء :

لوحظ فى نباتات الفاصوليا ، أن معدل إمتصاصها للأوكسين 2,4,D ، فى الظلام ، كان أكبر منه ، بدرجة ملحوظة ، عما لو أجرى الرش أثناء النهار . أو على العكس ، وكان معدل الإنتقال متناسباً طردياً مع شدة الإضاءة .

٣- درجة الحرارة :

وجد أن معدل إمتصاص نباتات الفاصوليا لأوكسين 2,4 D على درجة حرارة ٩٠ ° ف أسرع ، بكثير ، من معدل الإمتصاص عند درجة حرارة ٥٠ ° ف . ولم يكن لدرجة الحرارة الواقعة بين ٥٠ - ٩٠ ° ف ، أى اثر على معدل إنتقال الأوكسين .

٤- وجود المواد الناشرة :

وجد أن إستعمال المواد الناشرة ، مثل : Carbowax 1500 , Tween 20 وغيرهما ، تساعد فى نفاذية ، وإمتصاص الأوكسينات ، المخلقة ، عبر الأنسجة النباتية المعاملة ، مقارنة بمعاملة الكنترول ؛ أى بدون مثل هذه المواد . فقد وجد أنها تحفظ جزيئات الأوكسين فى شكل جزيئات صغيرة الحجم ، وثيقة الإتصال بسطح النبات ، خافضة لقيمة التوتر البيئى .

وهذه العوامل ، وغيرها ، عوامل مقيدّة بالنوع النباتى ، والظروف التجريبية ، والطراز الجينى .

علاقة التركيب الجزيئى بفاعلية الأوكسين

(المتطلبات التركيبية Structural Requirements)

- طبيعة الحلقة ودرجة الإستبدال عليها :

ذرة نيتروجين الإندول – الحلقة الغير مشبعة – إحلال مجاميع كيماوية محل أخرى فى الحلقة – موضع دخول الذرات أو المجاميع الكيماوية على الحلقة .

- طبيعة السلسلة الجانبية :

وضع السلسلة الجانبية – طول السلسلة الجانبية – الإستبدال على السلسلة الجانبية .

- إتصال مجموعة الكربوكسيل بالحلقة .

- التوزيع الفراغى .

- نظريات تفسير عمل الأوكسين :

نظرية نقطتى الإتصال – نظرية نقط الإتصال الثلاثة – نظرية وجود الشحنة الكهربية الموجبة على الحلقة .

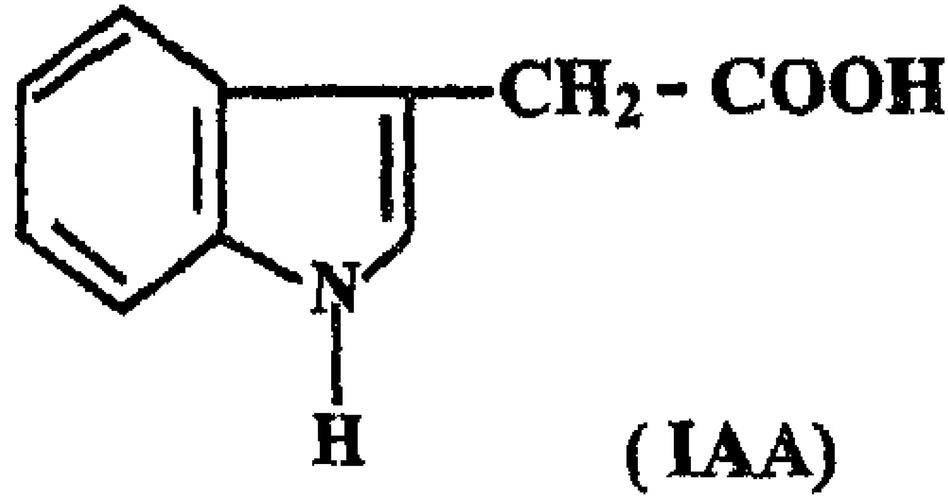
- تفسير فعالية الأوكسين .

الفصل السابع عشر

علاقة التركيب الجزيئى بفاعلية الأوكسين

(المتطلبات التركيبية Structrual Requirements)

يرتبط التأثير الفسيولوجى للأوكسين الطبيعى IAA بتركيبه الكيماوى .



(IAA)

ولقد ثبت أن المركبات التى أمكن تخليقها صناعيا ، والشبيهة بالأوكسين ، والمتشابهة ، أيضاً ، فى دوره الفسيولوجى ، يشترط فى تركيبها ما يلى :

(١) وجود حلقة غير مشبعة ، مع رابطة زوجية ، بجوار السلسلة الجانبية .

(٢) وجود سلسلة جانبية تحتوى على مجموعة كربوكسيل ، أو أى مجموعة أخرى يمكنها أن تتحول إلى مجموعة كربوكسيل .

(٣) وجود ذرة كربون ، على الأقل ، بين مجموعة الكربوكسيل ، والحلقة الغير مشبعة.

(٤) وجود توزيع فراغى خاص . حيث يلعب دوراً هاماً فى فاعلية الأوكسين .

(٥) وجود شحنة كهربية على مسافات قدرها ٥,٥ أنجستروم .

فذرة نيتروجين الحلقة الأندولية ، فى جزئ الأوكسين الطبيعى IAA ، تحمل شحنة كهربية موجبة ، بينما تحمل مجموعة الكربوكسيل ، فى الجزئ ، شحنة كهربية سالبة ، والمسافة بينهما ٥,٥ A° أنجستروم .

وهذه الشروط الخمسة ، هى الحد الأدنى ، لإظهار النشاط الفسيولوجى ، للأوكسين .

ويؤثر على مدى فاعلية الأوكسين ، ودرجة نشاطه ، عاملين أساسين على الأقل ، هما :

١) طبيعة الحلقة ، ودرجة الإستبدال عليها .

٢) طول السلسلة الجانبية ، ودرجة الإستبدال عليها..

أولاً : طبيعة الحلقة ودرجة الإستبدال عليها :

١- ذرة نيتروجين حلقة الإندول :

بعد فصل الأوكسين الطبيعى IAA وعزله فى حالة نقية ، ومعرفة تركيبه الكيماوى ، وتوزيع ذراته فراغياً . ثبت أن ذرة النيتروجين فى حلقة الإندول ليست أساسية لفاعلية الأوكسين ، فقد وجد أن إحلال ذرة أوكسجين محلها ، أو كربون ، فإن ذلك لم يغيّر من درجة نشاطه بدرجة كبيرة ، ويظل للمركب نشاطاً أوكسينياً .. وهو أمر متوقع كيميائياً وفسيولوجياً . فقد وجد أن إختلاف حجم الحلقة ، من حلقة فينيل (٦ ذرات كربون) إلى حلقة إنثراسين (١٤ ذرة كربون) ، لم يؤثر على النشاط الفسيولوجى . فجميع المركبات ذات نشاط أوكسينى ، ويظل هذا النشاط موجوداً ، بالرغم من عدم إحتواء هذه الحلقات على ذرة نتروجين . ومن أمثلة ذلك ، المركب المخلبى EDTA chelating compound[*] له تأثير يشبه تأثير الأوكسين ، فى نشاطه ، على غمد الورقة الأولى فى الشوفان ، رغم افتقار تركيبه الجزيئي ، عن الصورة التركيبية للأوكسين الطبيعى . كما أن مركب Carboxy methyl alkyl ، لا يحمل الحلقة الأرومائية ، رغم إظهاره لبعض نشاطات الأوكسين .

٢- الحلقة الغير مشبعة

ثبت أن وجود الحلقة غير المشبعة ، ضرورى لإظهار فاعلية الأوكسين ، حيث يقل نشاط الأوكسين إذا حلت ذرات هيدروجين محل الروابط الزوجية على الحلقة . وعندما تصبح الحلقة مشبعة، يفقد المركب فاعليته تماماً .

---

* **Ethylene diamine tetra acetic acid = EDTA .**

٣- إحلال مجاميع كيماوية محل أخرى فى الحلقة :

إتضح من الدراسة على العديد من المشتقات الأوكسينية المختلفة لمركبات الإندول والفينوكسى ، والفينيل خلات ، ومركبات حامض البنزويك . أن إحلال مجاميع معينة على الحلقة ، أو على السلسلة الجانبية ، له تأثير كبير على درجة فاعلية هذه المركبات . ومن أمثلة ذلك ، وجد أن دخول ذرات من الهالوجينات كالكلور على مجاميع المركبات السابقة ، تظهر نشاطاً أوكسينياً أكبر مما يظهره الأوكسين الطبيعى IAA ، فمركب 2,4-D ذو نشاط أوكسينى أكبر . كما أن دخول مجاميع ميثيل يكسب المركب نشاطاً أوكسينياً ، ولو أنه أقل مما يسببه دخول الهالوجينات . فمركب 2 methyl – 4- chloro phenoxy acetic acid له نشاط أوكسينى مرتفع ، ولكنه أقل مما يظهره مركب 2,4,D . وعلى العكس من ذلك ، فإن دخول مجاميع الهيدروكسيل، سواء على الحلقة الغير مشبعة ، أو السلسلة الجانبية للمركبات ، يخفض كثيراً من فعاليتها ، وقد يلغى الأثر الفسيولوجى تماماً . فمركبات 7-hydroxy , 5- hydroxy لها ٣ % فقط من نشاط الأوكسين الطبيعى IAA .

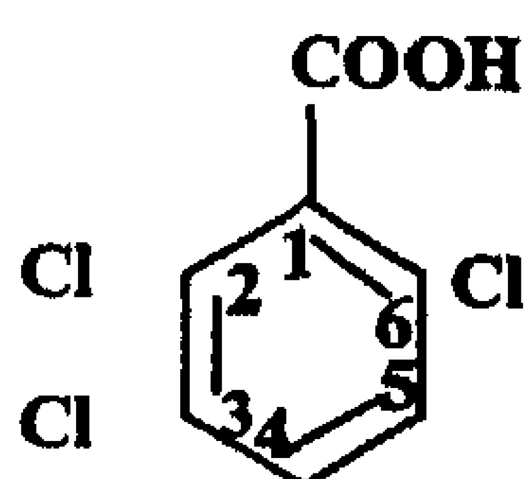
٤- موضع دخول الذرات ، أو المجاميع الكيماوية على الحلقة

مركب IAA :

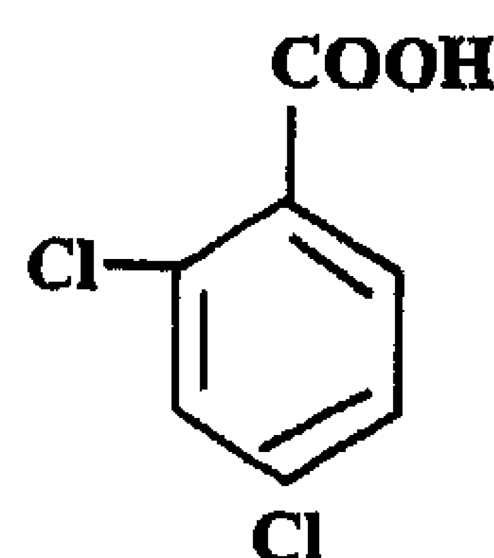
وجد أن دخول ذرات كلور ، فى الموضعين ٢ أو ٦ ، على الحلقة الإندولية ، يزيد من النشاط الأوكسينى لمركب IAA . كما أن دخول مجاميع الميثيل ، على مركب IAA ، يكسبه نشاطاً ، ولو أنه أقل من النشاط المكتسب فى حالة الهالوجينات (الكلور) . وعلى العكس من ذلك ، فإن دخول مجاميع (OH−) فى مركب IAA ، سواء أكان فى الحلقة ، أو على السلسلة الجانبية ، يقلل بدرجة كبيرة ، أو يفقد ، نشاطه الأوكسينى .

مركبات حامض البنزويك :

وجد أن دخول ذرات الكلور على الحلقة ، فى مركبات حامض البنزويك ، عند المواضع ٢ ، ٣ ، ٦ يزيد من النشاط الأوكسينى لتلك المركبات ، بينما دخول ذرات الكلور فى الموضعين ٢ ،٤ يفقد النشاط الأوكسينى للمركب .

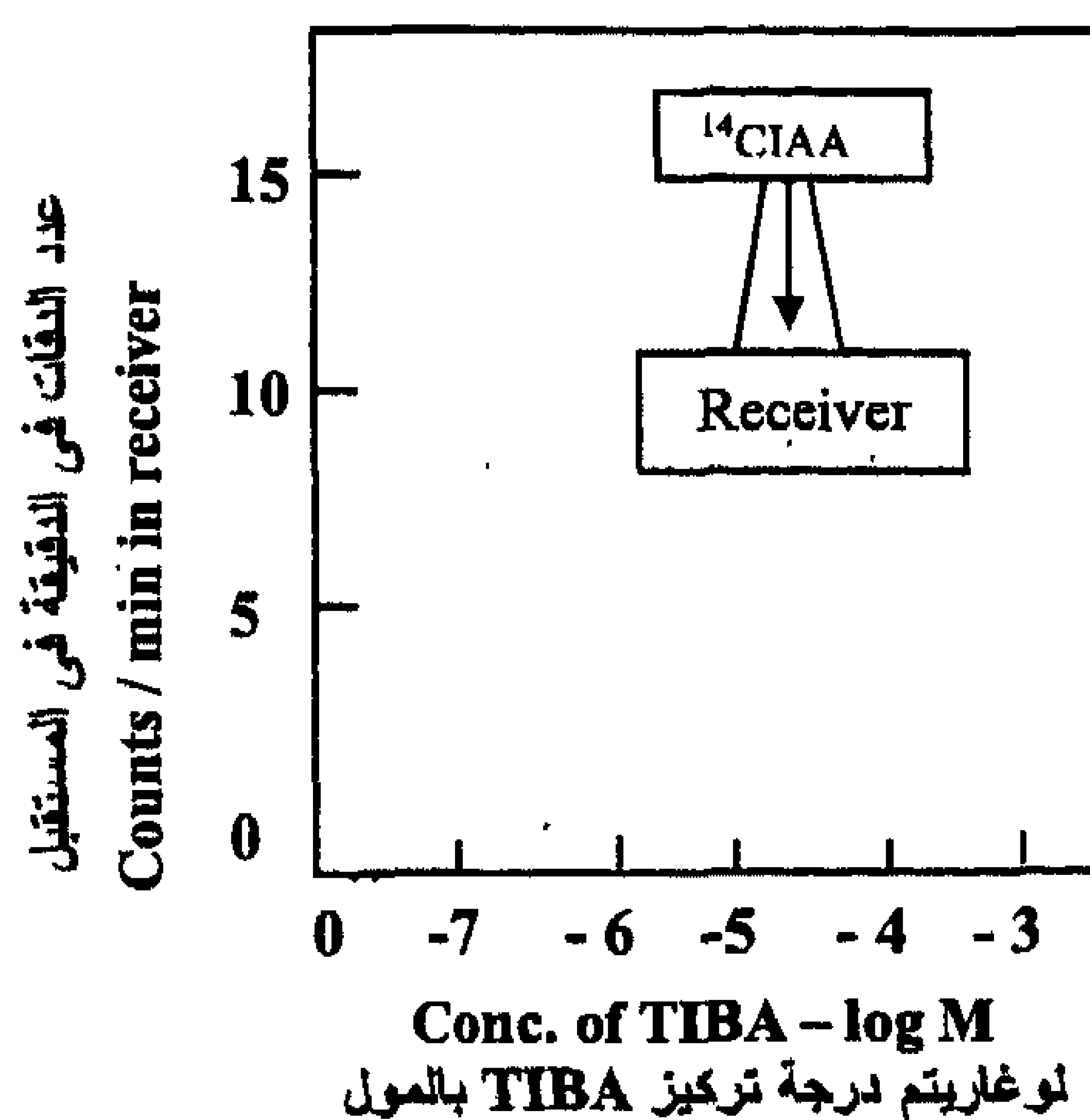


2-3-6 Trichoro benzoic acid
(مركب نشط)



2.4 Dichloro benzoic acid
(مركب غير نشط)

وبعض المركبات الصناعية الأخرى مثل 2,3.5 tri indol benzoic acid (TIBA) وفلورين ٩ حامض الكربوكسيليك (المورفاكتينات) تمنع تماما ، أو تبدو كذلك ، من نشاط الأوكسين ، حيث تحد من الحركة القاعدية (القطبية) للأوكسين . وآلية هذا التثبيط غير معروفة بالضبط . ويوضح الشكل التالى تأثير درجة تركيز مركب TIBA على الإنتقال القاعدى لإندول حمض الخليك المرقم بكربون ١٤ فى عنق ورقة الفاصوليا .



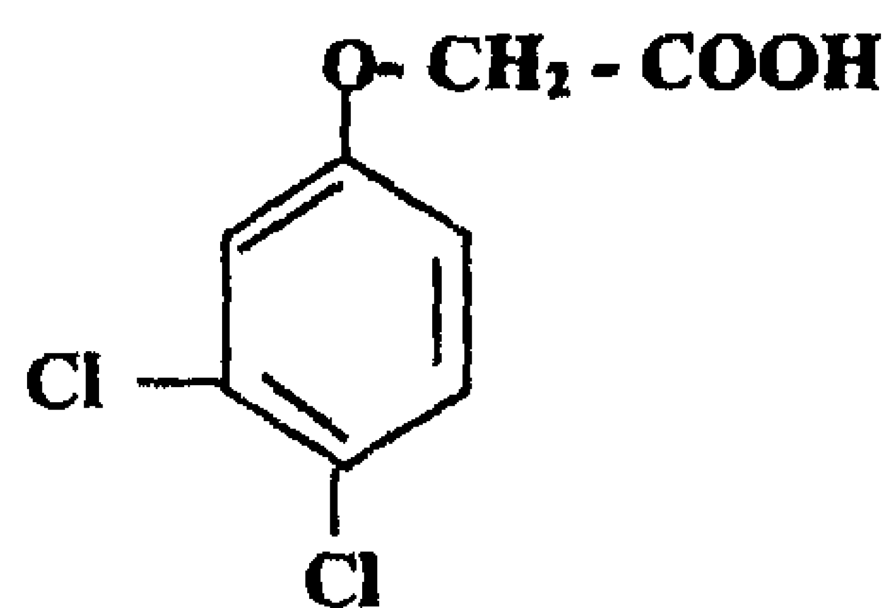
تأثير TIBA على الإنتقال القاعدى لإندول حامض الخليك المرقم ^{14}C فى عنق ورقة الفاصوليا

مركبات الفينوكسى خلات :

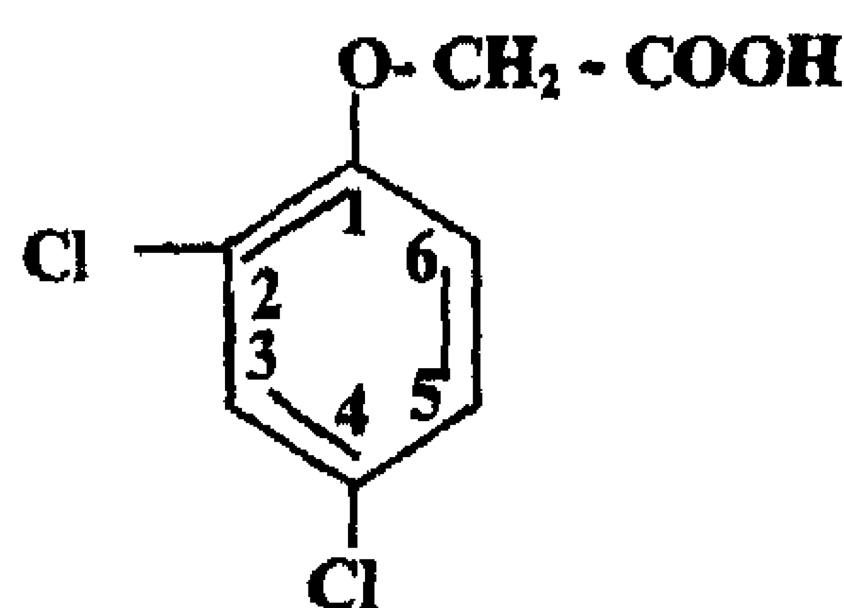
وجد أن دخول ذرتى كلور فى الموضعين 2 و4 فى حلقة مركب الفينوكسى خلات ، يزيد من النشاط الأوكسينى لتلك المركبات بدرجة أكبر من الأوكسين الطبيعى

IAA ، ومن أمثلتها مركب 2.4.D . بينما دخول وإرتباط ذرتى كلور فى الموضعين 4 و3 فى حلقة المركب نفسه ، ينشط من المركب ، ويزيد نشاطه الأوكسينى ، ولكن بدرجة أقل من نشاط مركب 2,4,D . كما أن دخول ذرات الكلور فى المواضع 2 و 4 و 5 يعطى مركب نشط . وعلى العكس من ذلك ، فإن دخول ذرتى الكلور فى الموضعين 2 و 6 ، يفقد المركب فاعليته ونشاطه كأوكسين .

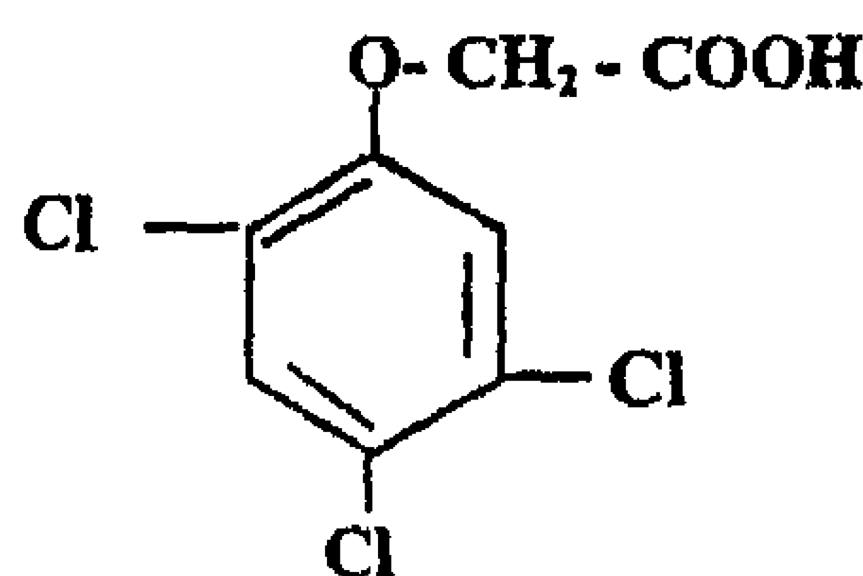
وهذه الظواهر ، دفعت بعض الباحثين إلى إفتراض أن ذرتى الكربون على الحلقة المجاورة للسلسلة الجانبية ، لها دور كبير فى التأثير الأوكسينى لتلك المركبات . إلا أن البعض الآخر ، قد إعترض على ذلك ، حيث أنه لا يمكن تفسير عدم فاعلية مركب 2,3-6 T على أساس إحلال ذرتى كلور فى الموضعين أرثو على الحلقة ، طالما كان مركب 2,3,6 T له نشاط أوكسينى ، يماثل نشاط الأوكسين IAA . ويقترح البعض أنه من المحتمل وجود تأثير اليكترونى ، يتوقف على نظام ترتيب الذرات ، وهو الذى يحدد فاعلية الأوكسين . ويوضح ذلك التراكيب البنائية الآتية :



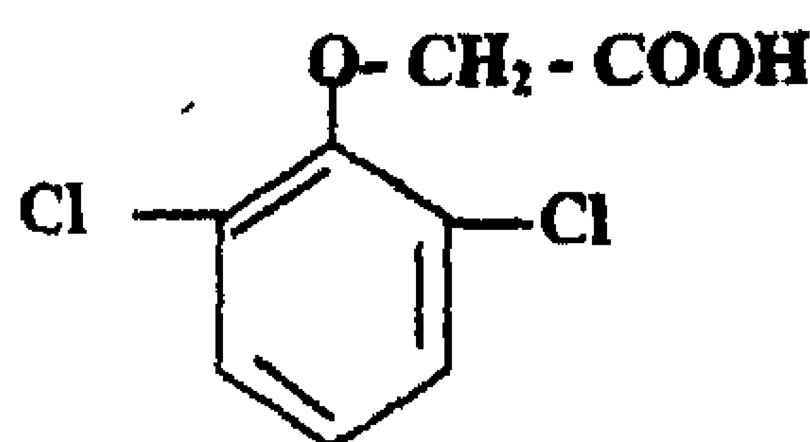
3.4 D نشط



2.4 Dichloro Phenoxy acetic acid
(2,4 D) نشط جدا



2.4-5 T نشط

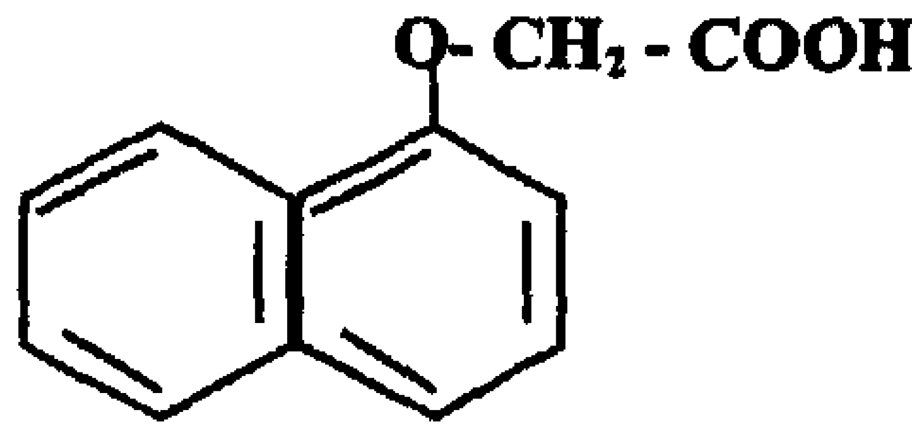


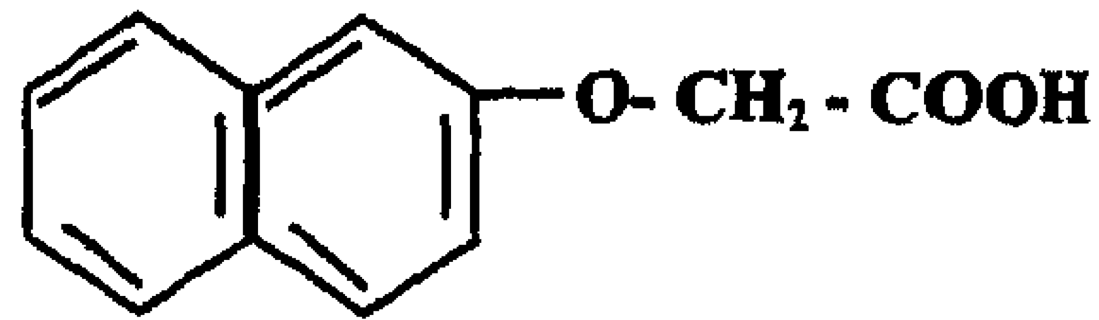
2.6 غير نشط

ثانياً : طبيعة السلسلة الجانبية :

أ- وضع السلسلة الجانبية :

وجد أن مركب النفثوكسى β – حمض الخليك ، غير نشط فسيولوجيا ، فهو فى هذه الحالة ، ليس بمركب أوكسينى ، وهو لا ينتقل قاعديا ، على عكس مركب النفثوكس - ∝ حمض الخليك ، فهو مركب أوكسينى فعال ، وتماثل فعاليته الأوكسين الطبيعى IAA.





∝ (1)-Naphthoxy Acetic acid — فعال

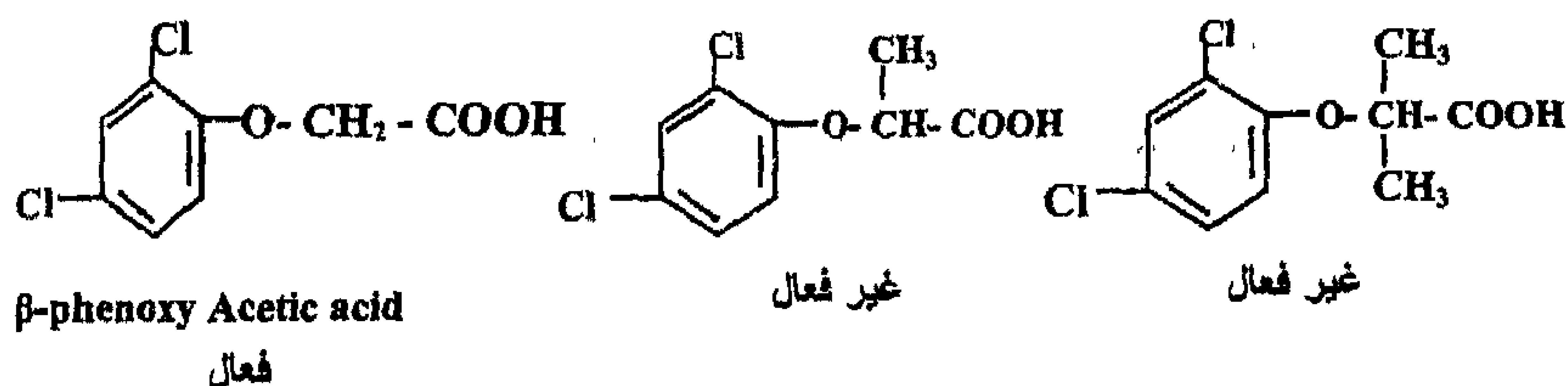
β (2)-Naphthoxy Acetic acid — غير فعال

ب- طول السلسلة الجانبية :

فى مركبات الفينوكسى خلات ، كلما زاد طول السلسلة الجانبية كلما إنخفض النشاط الأوكسينى لها . ويزداد الإنخفاض فى النشاط ، إذا كانت السلسلة تحتوى على عدد فردى من ذرات الكربون . فمركب 2,4 Dichlorophenoxy butric acid (تحتوى سلسلته الجانبية على ٤ ذرات كربون) أكثر نشاطاً أوكسينياً من مركب 2,4- Dichloro phenoxy propunic acid (تحتوى سلسلته الجانبية على ٣ ذرات كربون) . وقد فسر ذلك بأن دخول المركب ذو النشاط الأوكسينى المرتفع فى النبات ، يترتب عليه تعريضه للأكسدة فى الوضع بيتا ، وينخفض طول السلسلة ، بمعدل ذرتين من الكربون فى كل دورة . فالمركبات ذات العدد الفردى من ذرات الكربون تعطى فى النهاية مركب فينولى عديم النشاط الأوكسينى . بينما المركبات الزوجية العدد من ذرات الكربون عندما تتعرض للأكسدة ، وتعطى فى النهاية سلسلة حامض الخليك ، أو مضاعفاتها ، والتى تتميز بنشاطها الأوكسينى المرتفع .

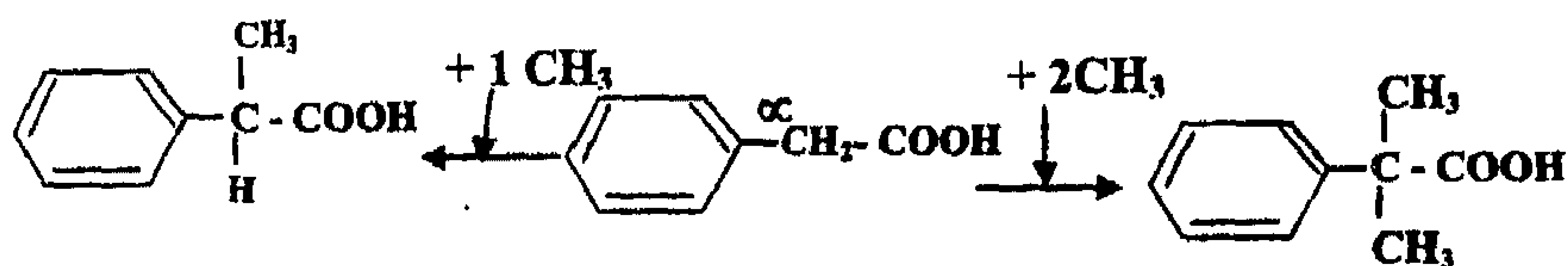
(3) الإستبدال على السلسلة الجانبية :

وجد أن دخول مجاميع الهالوجينات ، كالكلور ، على الحلقة ، أو السلسلة الجانبية ، للفينوكسى حمض الخليك Phenoxy acetic acid يزيد من النشاط الأوكسينى للمركب . كما وجد أن دخول مجموعة ميثايل على ذرة كربون ألفا للمركب الهالوجينى المتكون ، يقلل من درجة نشاطه الأوكسينى ، ويزول هذا النشاط تماماً عند دخول مجموعتى ميثايل حسب :



β-phenoxy Acetic acid
فعال

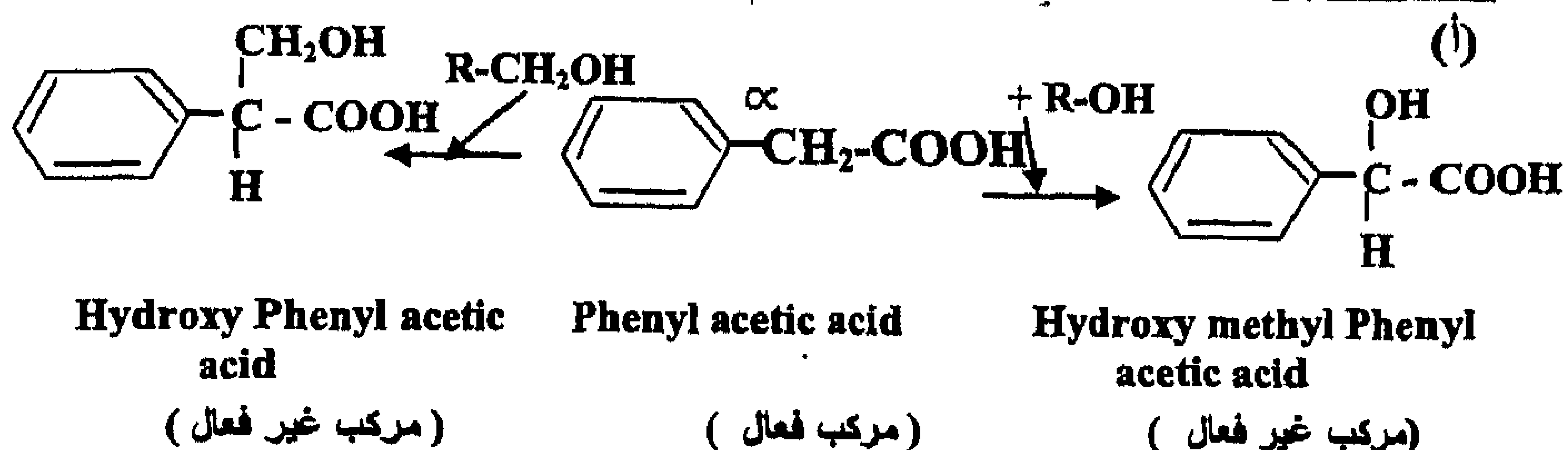
كما وجد أن دخول مجموعة ميثيل CH_3 - ، على ذرة الكربون ألفا ∝ فى السلسلة الجانبية لفينايل حمض الخليك Phenyl acetic acid لا يزيل الأثر الأوكسينى للمركب ، بينما يزول النشاط الأوكسينى للمركب تماماً عند دخول مجموعتين مثيل على السلسلة الجانبية حسب :



Phenyl iso propionic acid (مركب فعال) — Phenyl acetic acid (مركب فعال) — Phenyl iso butyric acid (مركب غير فعال)

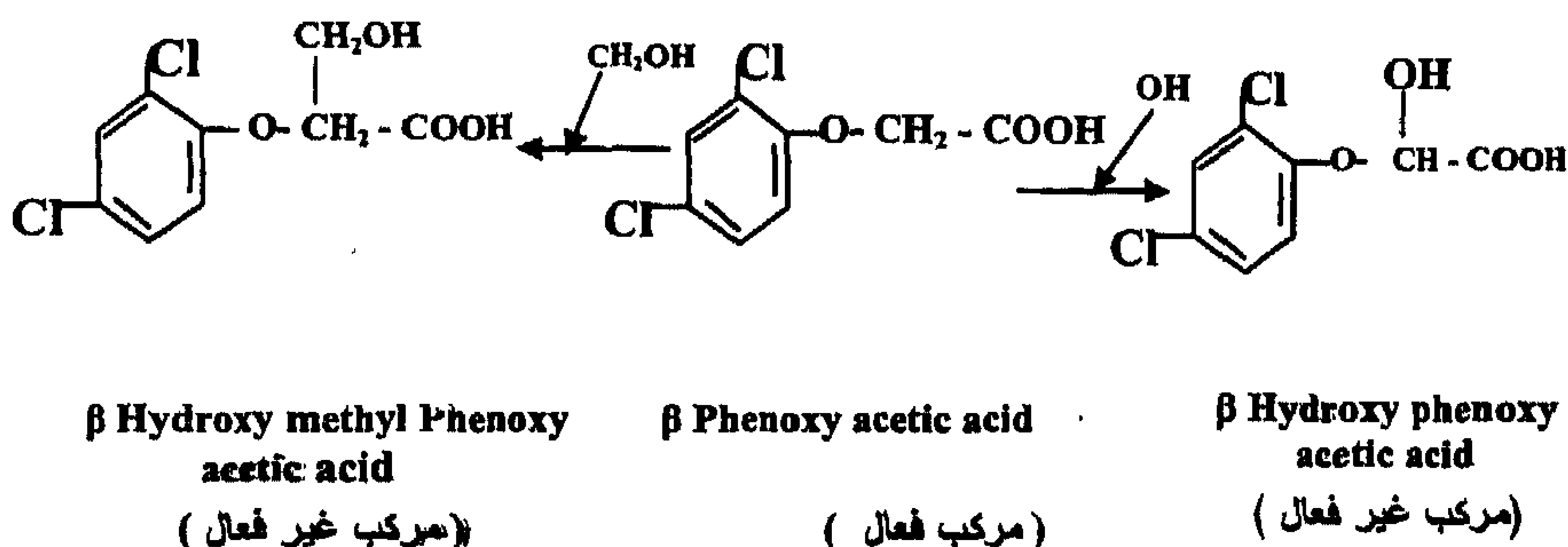
كما أن دخول مجموعة هيدروكسيل OH– أو كحول أول CH_2OH– على السلسلة الجانبية ، يزيل الأثر الأوكسينى تماماً ، مثل مركبات الفينيل (أ) والفينوكسى (ب) الآتية :

(أ)



Hydroxy Phenyl acetic acid (مركب غير فعال) — Phenyl acetic acid (مركب فعال) — Hydroxy methyl Phenyl acetic acid (مركب غير فعال)

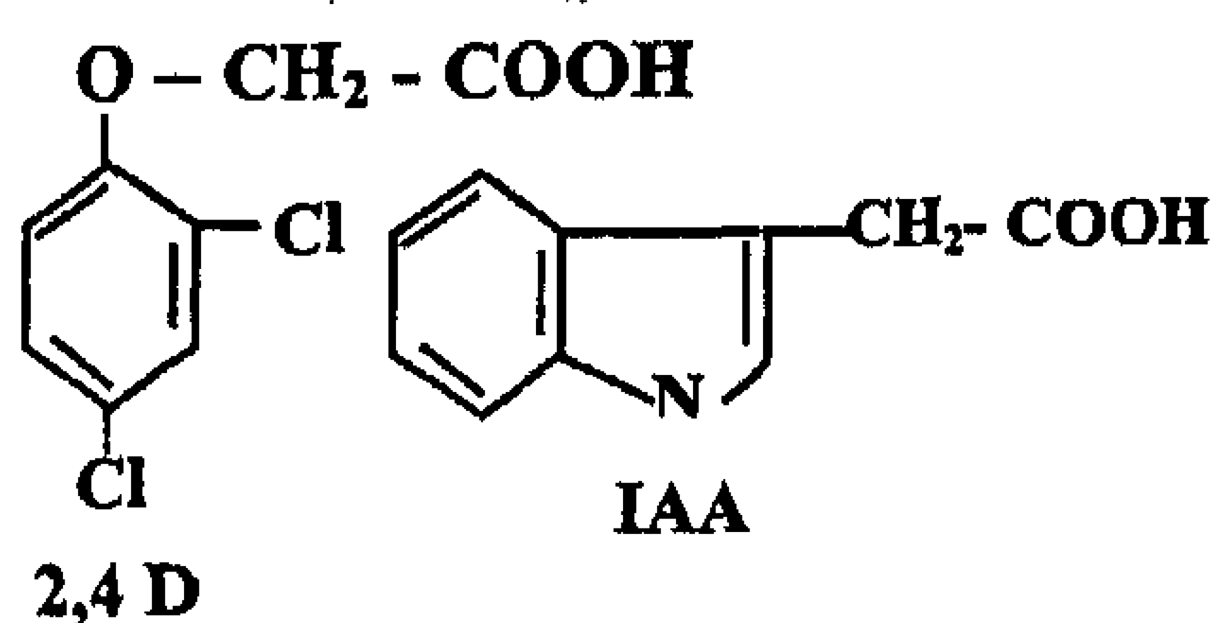
(ب)



β Hydroxy methyl Phenoxy acetic acid (مركب غير فعال) — β Phenoxy acetic acid (مركب فعال) — β Hydroxy phenoxy acetic acid (مركب غير فعال)

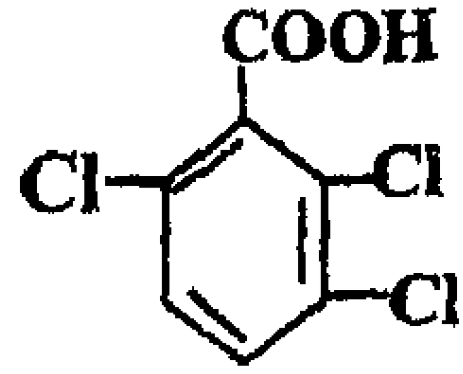
ثالثاً: إتصال مجموعة الكربوكسيل بالحلقة :

بمحاكاة الوضع التركيبى لأكثر الأوكسينات نشاطاً ، ساد الإعتقاد بأنه يلزم لكى يظهر الأثر المنشط للأوكسين . أن تكون مجموعة الكبوكسيل بعيدة على الحلقة غير المشبعة ، بذرة كربون على الأقل ، كما فى التوزيع الفراغى لمركبات الأوكسين الأندولية أو الفينوكسية مثل : IAA و 2.4. D على الترتيب .



وقد تم تدحيض هذا الشرط ، ولا يمكن الدفاع عنه ، بعد ملاحظة النشاط الأوكسينى المميز فى العديد من مشتقات حامض البنزويك ، والتى تتصل فيها مجموعة الكربوكسيل ، مباشرة ، بالحلقة .

ومن أمثلة ذلك مركبىّ 2,5 and 2,6 Dichloro benzoic acid ومركب 2,3,6 Tri chloro benzoic acid ، وهى من مركبات حمض البنزويك ، وجميعها نشطة فسيولوجياً ، إلا أن الأخير أكثر أفراد هذه المجموعة فى التأثير الأوكسينى ، رغم أن الوضع أرثو فيه مشغولاً ، وتتصل مجموعة الكربوكسيل فيه مباشرة بالحلقة .

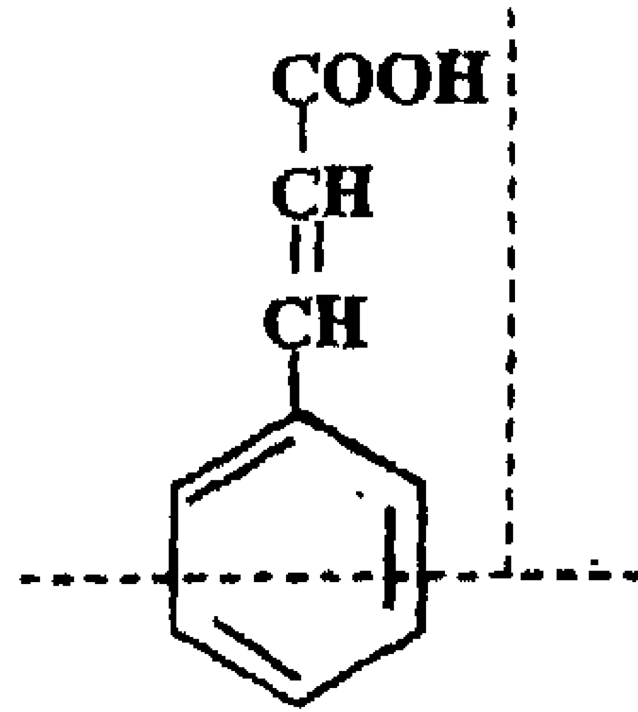


2,3,6 Tri chloro benoic acid

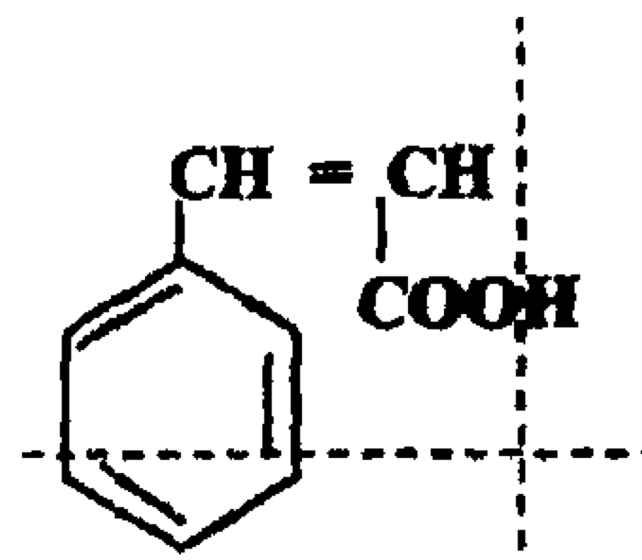
رابعاً : التوزيع الفراغى :

يعتبر التوزيع الفراغى الخاص بالسلسلة الجانبية ، ووضعها بالنسبة للحلقة الغير مشبعة ، أحد العوامل الهامة المؤثرة على نشاط الأوكسين . فقد دللت الإختبارات التى أجريت على قطاعات إغماد أوراق الشوفان ، وبإستخدام حمض السيناميك ، على أهمية التوزيع الفراغى للجزئ الأوكسينى لإظهار نشاطه .

فمركبات حمض السيناميك ، نشطة فى الوضع المخالف Cis وغير نشطة فى الوضع المضاهى Trans حسب :



Trans cinamic acid
مركب غير فعال



Cis cinamic acid
مركب فعال

واقترح لتفسير ذلك ، إنه لكى يكون للجزئ نشاط أوكسينى ، لابد و أن تكون مجموعته الكربوكسيلية COOH ، قريبة من الحلقة ، بحيث يكون محورها عمودياً على مستوى الحلقة ، أى تكون المجموعة الكربوكسيلة والحلقة فى إتجاهين مختلفين .

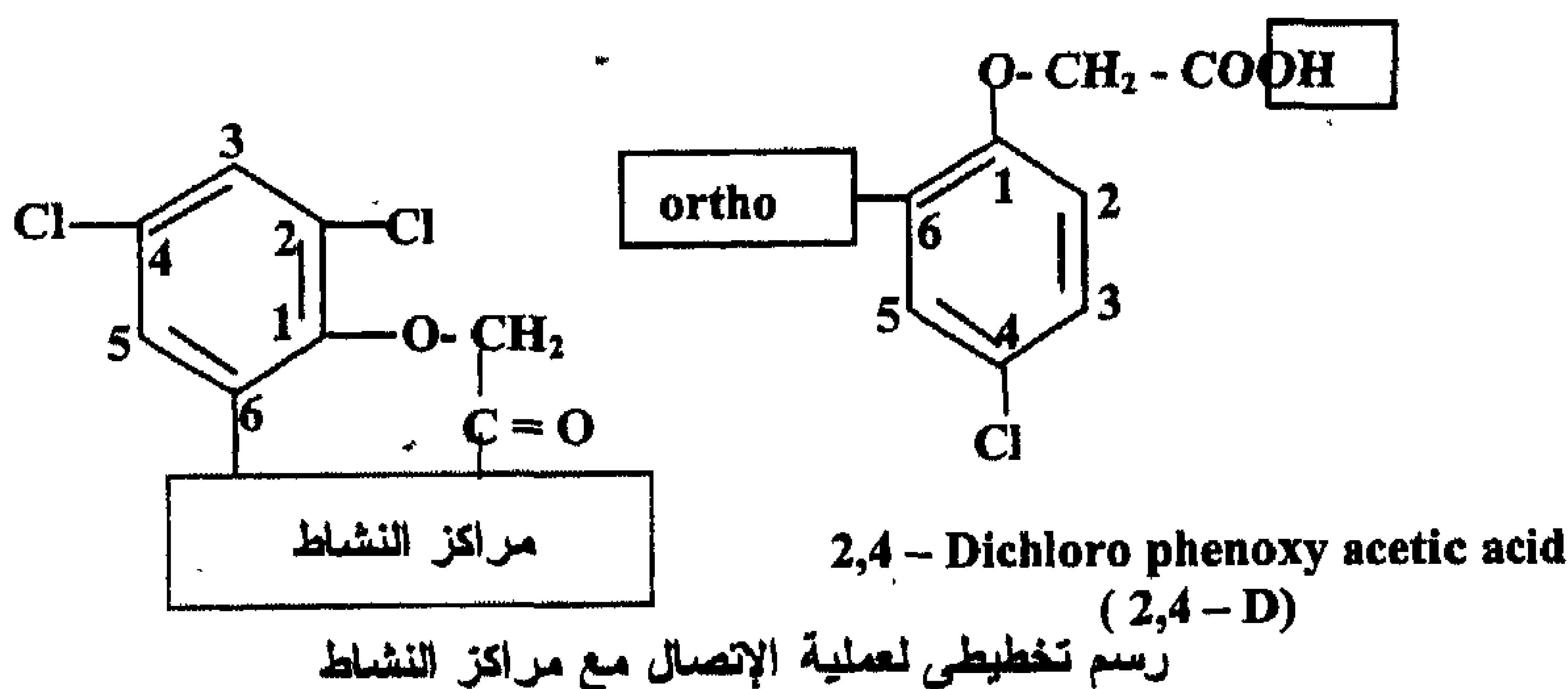
نظريات تفسير آلية عمل الأوكسين

نظراً للعلاقة بين التركيب الجزيئى ، أوالتوزيع الفراغى ، للمركب الأوكسينى ، ودرجة تأثيره الفسيولوجى ، فإن معظم النظريات التى وضعت لتفسير آلية عمل الأوكسين ، تعتمد على إرتباط ، أو إتصال ، جزئ الأوكسين ببعض الجزيئات الحيوية بالخلية ؛ مثل البروتينات ، والتى يطلق عليها مراكز النشاط . والمركب المرتبط الناتج والذى يعرف ، فى هذه الحالة ، بالأوكسين المرتبط ، هو الذى يظهر الأثر الفسيولوجى للأوكسين ، متمثلاً بشكل أثر تنشيطى للنمو .

وأهم النظريات المقترحة لتفسير العلاقة بين تركيب الجزئ الأوكسينى، أو التوزيع الفراغى له ، ومدى فعالية الأوكسين ما يلى :

١- نظرية نقطتى الإتصال :

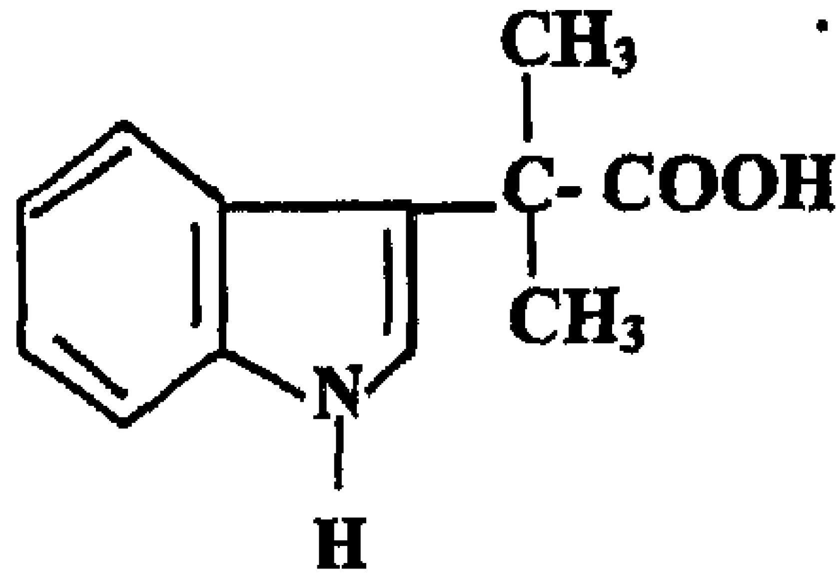
يوجد إتجاه عام ، متفق عليه ، بين الباحثين ، أنه لكى يؤدى الأوكسين دوره التنشيطى المنوط به ، فإنه يلزم أن يكون مرتبطاً مع مراكز النشاط ، أو متصلاً بها ، عند نقطتى إتصال . ويعتقد كثيرون أن تكون نقطتى الإتصال هذه عن طريق الحلقة الغير مشبعة ، ومجموعة الكربوكسيل الحامضية فى السلسلة الجانبية . وفى حالة مجموعة الفينوكسى خلات ، فإن الوضع الذى يتم عليه الإرتباط مع مراكز النشاط ، هو الوضع أرثو ortho كما هو موضح .



رسم تخطيطى لعملية الإتصال مع مراكز النشاط

ورغم أن نظرية نقطتى الإتصال من النظريات الشائعة ، لتفسير آلية عمل الأوكسين ، إلا أن أهم الإعتراضات عليها هو عجزها عن تفسير عدم فعالية المركبات

الشبيهة بالأوكسين الطبيعى ، أو الشبيهة بإندول حمض البيوتريك Indole 3-butyric acid ، فإذا كان الأخير فعال ، وذو نشاط فسيولوجى ، فإن المركب الشبيهه Indole -3 iso butyric acid غير فعال .



غير فعال

٢- نظرية نقط الإتصال الثلاثة :

تفترض هذه النظرية ، وجود ثلاث نقط إتصال ، بين مركز النشاط والأوكسين ، لإظهار أثره الفسيولوجى ، ويمكن أداء دوره المنوط به . وتبعاً لهذه النظرية ، لابد من توافر المميزات التركيبية الآتية ، فى المركب الأوكسسينى ، لإظهار دورة فى النمو .

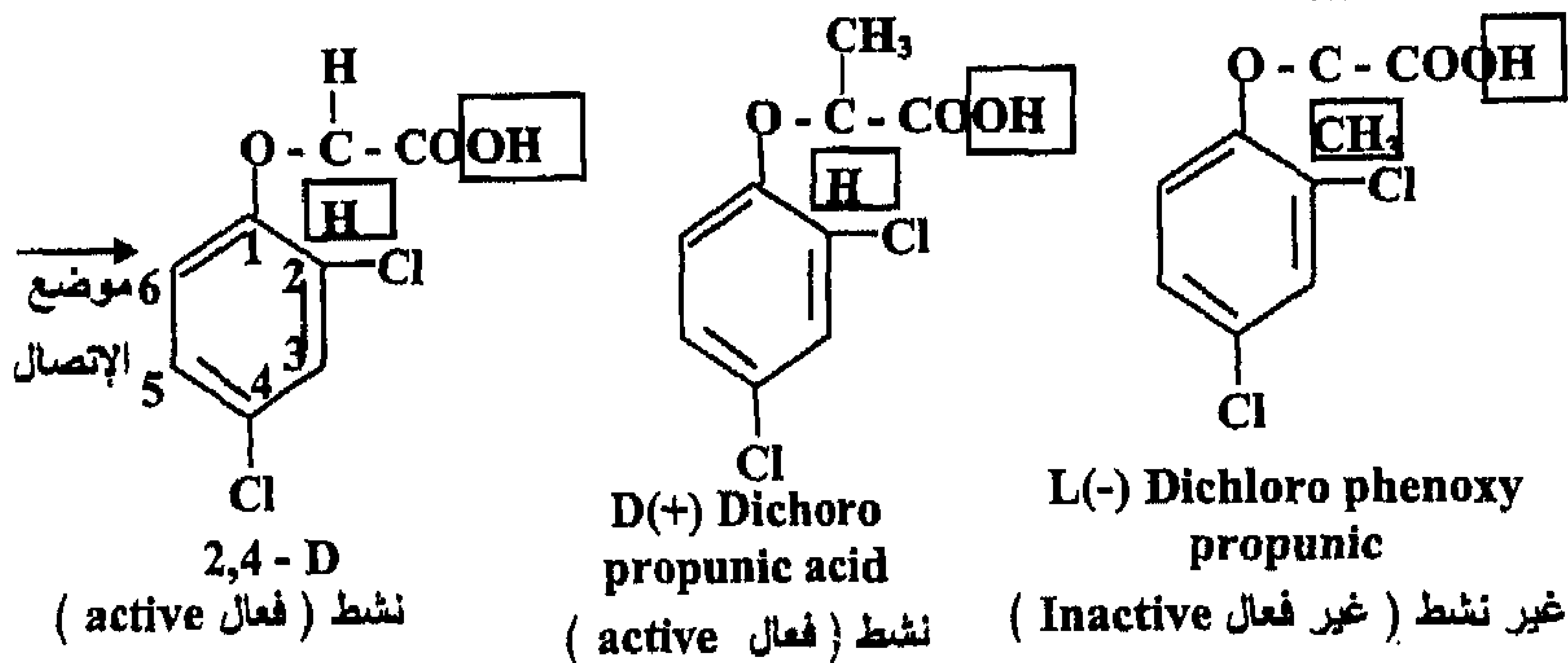
أ- وجود حلقة غير مشبعة .

ب- وجود مجموعة كربوكسيل حرة .

جـ- وجود ذرة هيدروجين واحدة ، على الأقل ، على ذرة كربون السلسلة الجانبية .

د - وجود توزيع فراغى للمميزات التركيبية الثلاث السابقة .

وتوضح الرموز التركيبية الآتية ، كيف يؤثر التوزيع الفراغى للأوكسين (2,4 – D) ومشتقاته على درجة فعاليته .



2,4 - D
نشط (فعال active)

D(+) Dichoro propunic acid
نشط (فعال active)

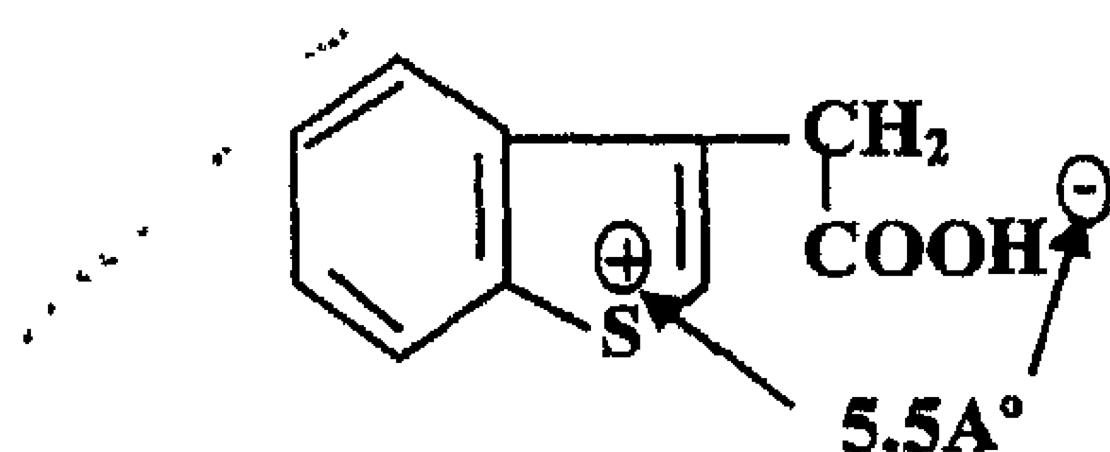
L(-) Dichloro phenoxy propunic
غير نشط (غير فعال Inactive)

فمركب D – 2,4 ، وأحد مشتقاته الذى يحتوى على مجموعة ميثايل CH_3 وهو D(+) 2,4-Di chloro phenoxy propunic acid لهما نشاط أوكسينى ، بينما تغيير التوزيع الفراغي لمكوناته ، وتحوله إلى L(-) 2,4 –Di chloro phenoxy propunic acid يفقده نشاطه الفسيولوجى وفعاليته .

ويلاحظ مما سبق ، توافر نقط الإتصال الثلاثة ، مع مركز النشاط ، فى المركبات الثلاث ، وهى الحلقة الغير مشبعة ، ومجموعة الكربوكسيل الحرة ، وذرة هيدروجين واحدة ، على الأقل ، على ذرة كربون السلسلة الجانبية . ومع ذلك ، فإن المركب L(-) Dichloro phenoxy propunic acid غير فعال ؛ لإختلاف التوزيع الفراغى (وضع مجموعة الميثايل) فيه عما يجب توافره .

٣- نظرية وجود الشحنة الكهربية الموجبة على الحلقة

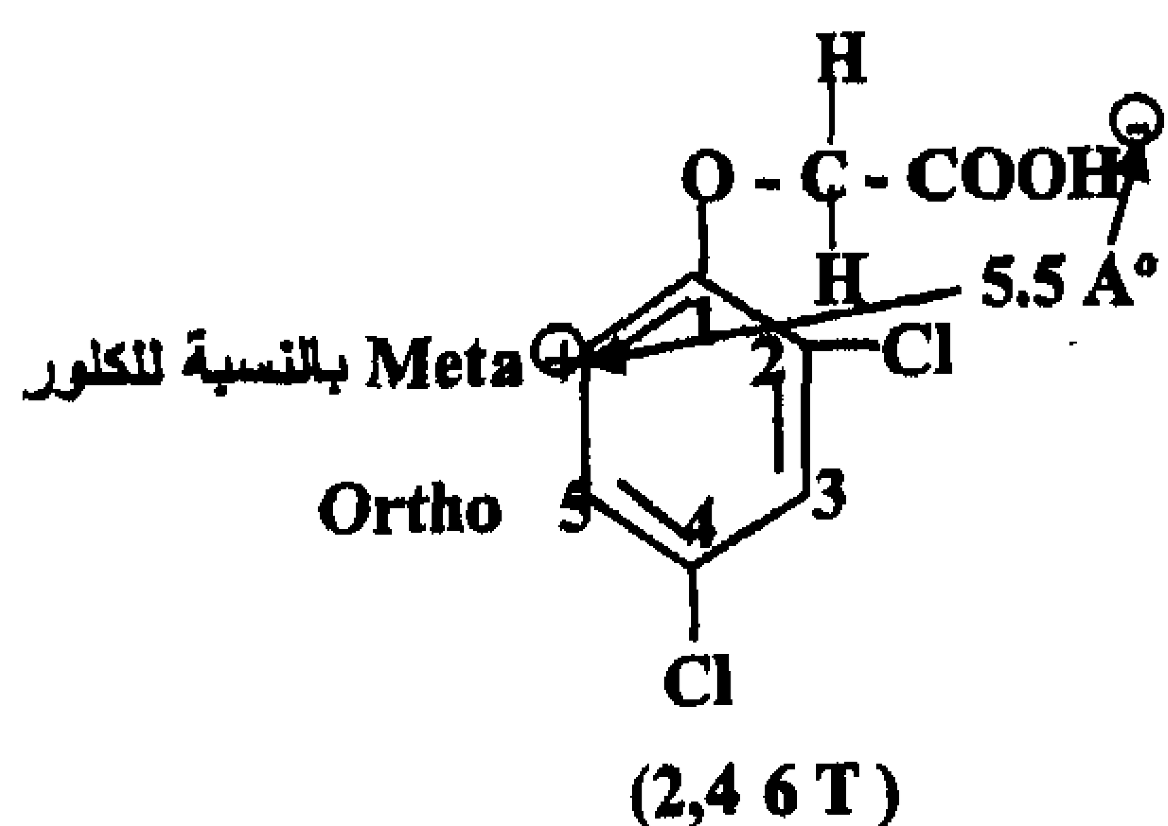
وقد قدمت هذه النظرية كمقترح لتحديد العلاقة بين تركيب الجزئ الأوكسينى ودرجة فعاليته . ويفيد الإقتراح بضرورة وجود شحنة كهربية موجبة على الحلقة ، تبعد عن الشحنة السالبة لمجموعة الكربوكسيل ،حوالى ٥,٥ أنجستروم ، كما هو الحال فى المركبات الأوكسينية IAA ، Indene -3AA ، و Benzofuran-3,AA و مركب Benzothiophene-3 ,AA . وفيها تحمل ذرة النيتروجين ، أو الأوكسجين أو الكبريت ، الموجودة على الحلقة الخماسية ، فى المركبات الثلاثة ، على الترتيب ، تحمل إلكتروناً إضافياً ، منشئة الشحنة الموجبة المطلوبة ، كما هو موضح مع المركب الأخير .



Benzothiophene 3 acetic acid

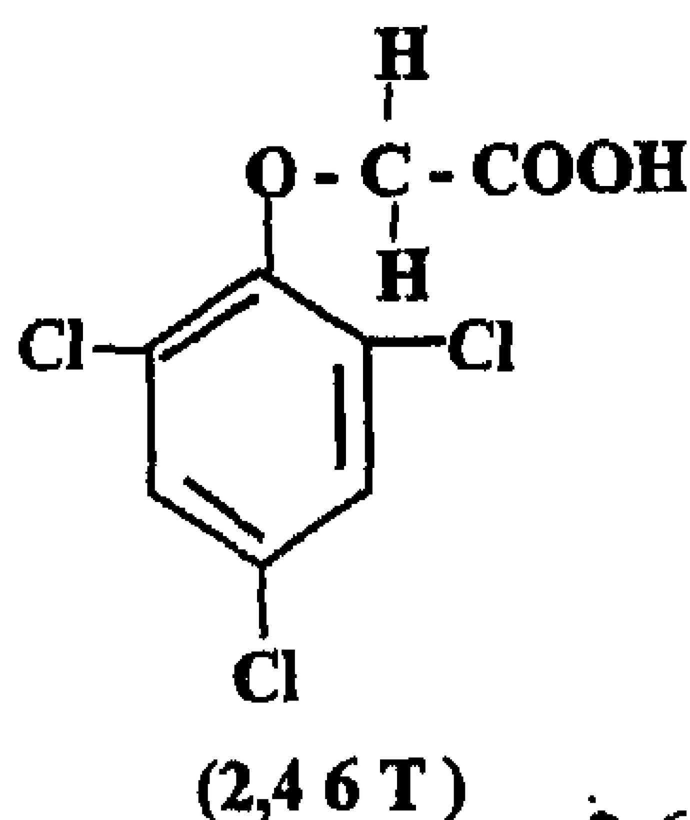
مركبات الفينوكسى ونظرية الشحنة الكهربية

١- مركب 2,4,D



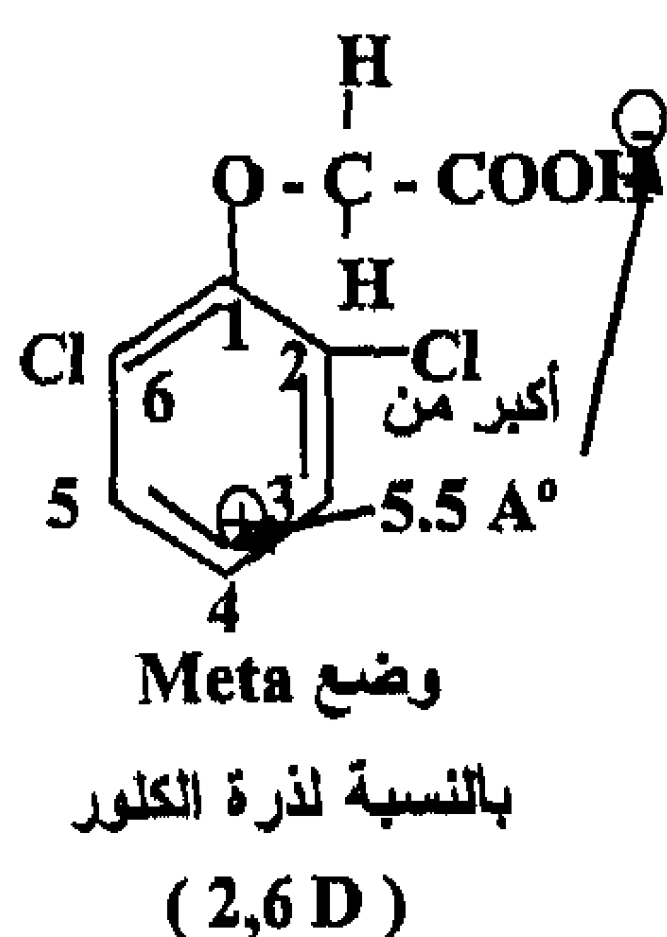
وهو مركب فعال ؛ حيث يتبين من التوزيع الفراغى لمكونات الجزئ ، أن ذرة الكلور تميل إلى سحب إلكترون من الحلقة ضماناً لإستقرارها ، مما يجعل الوضع -Meta بالنسبة للكلور فى جزئ الـ 2,4 -D (ذرة كربون ٦) تحمل شحنة موجبة ، وهو الوضع الذى يبعد 5,5 أنجستروم ، عن الشحنة السالبة ، لمجموعة الكربوكسيل .

٢- مركب 2,4-6 Tri chlorophenoxy acetic acid (2,4 6 T)



وهو مركب غير فعال حيث تكون ذرة الكربون رقم ٦ مشغول بذرة كلور .

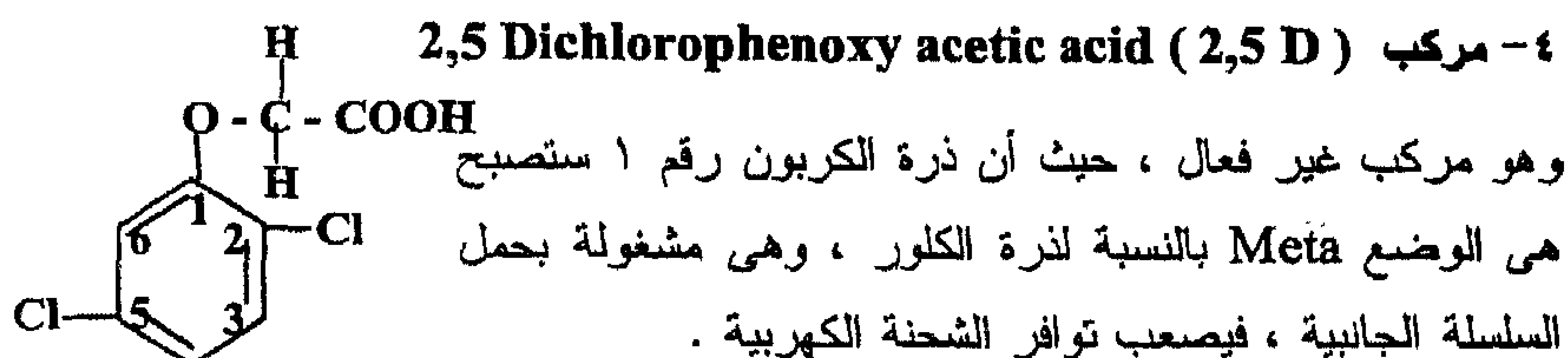
٣- مركب 2,6- Dichloro phenoxy acetic (2,6,D)



وهو مركب فعال ، بدرجة أقل من 2,4 D ، حيث يكون وضع ذرة كربون 4 Meta ، بالنسبة للكلور ، وهو الوضع الذى يسمح لها بسحب إلكترون من الحلقة ، فتحمل ذرة كربون الحلقة شحنة موجبة . ونظراً لأن الشحنة الموجبة تبعد عن الشحنة السالبة ، فى السلسلة

الجانبية ، لمسافة تزيد عن ٥,٥ أنجستروم ، فإن فعالية هذا المركب تقل كثيراً عن فعالية المركب 2,4 D . وقد قدرت هذه الفعالية فى إختبار البسلة بحوالى ٣ % ، فقط، من تأثير المركب 2,4 D .

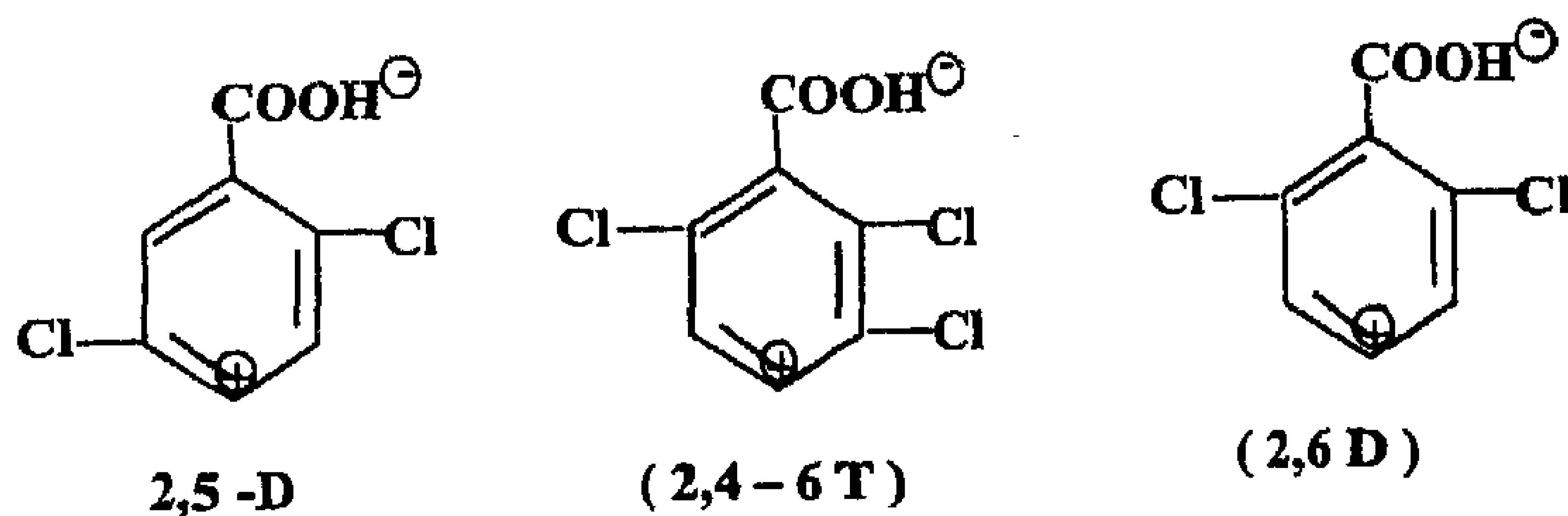
٤- مركب 2,5 Dichlorophenoxy acetic acid (2,5 D)



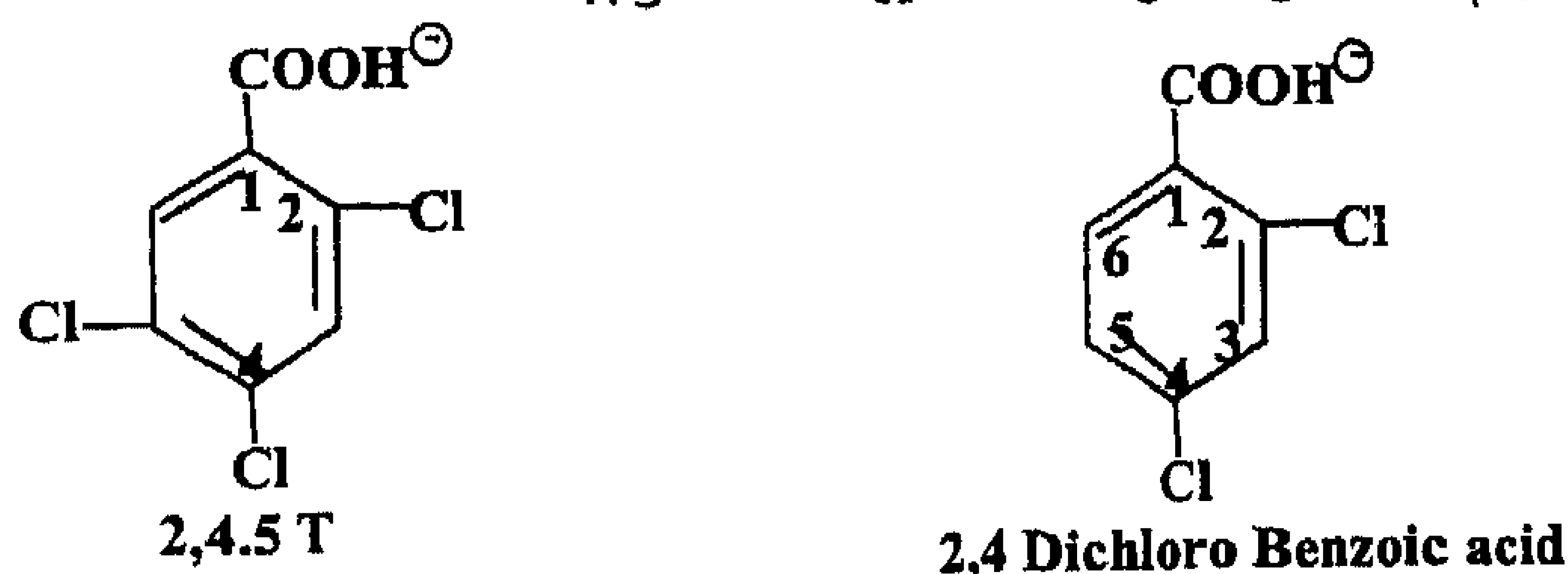
وهو مركب غير فعال ، حيث أن ذرة الكربون رقم ١ ستصبح هى الوضع Meta بالنسبة لذرة الكلور ، وهى مشغولة بحمل السلسلة الجانبية ، فيصعب توافر الشحنة الكهربية .

مركبات مجموعة البنزويك والشحنة الكهربية

فسرت فعالية مركبات مجموعة حمض البنزويك كأوكسينات ، على أساس أن الوضع الذى يبعد مسافة ٥,٥ أنجستروم ، عن الشحنة السالبة لمجموعة الكربوكسيل ، والمفروض أن يحمل الشحنة الموجبة ، يتواجد عند ذرة الكربون رقم ٤ ، فى الحلقة الغير مشبعة . وعلى هذا الأساس ، فإن المركبات الآتية هى مركبات فعالة ، ذات نشاط أوكسينى :



أما المركبات الآتية فهى مركبات غير نشطة فسيولوجياً ؛ أى غير فعالة ، حيث تصبح ذرة الكربون رقم ٤ مشغولة ، ولا تنشأ عليها شحنة موجبة .



أما مشتقات مجموعة حمض البنزويك التى تحتوى ، أو تشتمل ، على مجموعة هيدروكسيل ، فهى منخفضة النشاط الأوكسينى . وقد فسر ذلك ، على أساس أن هذه المجموعة من المركبات ، تميل إلى إمداد الحلقة الغير مشبعة بالإلكترونات ، فتلغى بذلك الشحنات الموجبة ، المتكونة على الحلقة .

ويعترض كثيرون على تطبيق نظرية الشحنة الكهربية ، على مركبات البنزويك ، **وذلك للأسباب الآتية :**

١- عند إضافة مجموعة أمين NH_2- إلى ذرة كربون رقم ٣ فى مركب (2,5 D) . فإن نشاطه الأوكسينى يزداد بدرجة كبيرة ، وذلك بالرغم مما هو معروف من أن مجموعة الأمين تمنح إلكترونات للحلقة ، وهو ما يعارض النظرية.

٢- المجاميع التى تسحب إلكترونات ؛ مثل ذرات الهالوجينات ، تعطى المركبات الفينولية بعض التأثير المنشط ، مثل مركبات 2,6 di bromo phenol ,2,6 dichlorophenol .

وبناء على النظرية السابقة ، فإنه يشترط لنشاط هذه المركبات بقاء الوضع ٤ حراً ، وهو ما لا يتحقق .

مما سبق يمكن أن نقول ، إذا كانت نظريات تفسير آلية عمل الأوكسين صحيحة ، فإن تفسير فاعلية الأوكسين تعتمد على إتصاله ، أو إرتباطه ، بسطح جزيئات حيوية خاصة ، يتوافر فيها توزيع فراغى معين ، خاص لكل مجموعة ، أو عدة مجموعات ، وتوزيع للشحنات الكهربية ، بحيث يضمن إرتباط الأوكسين به إرتباطاً وثيقاً . وهذا بدوره يساعد فى تفسير وجود نشاط بصرى معين للأوكسين وتحويلاتها المختلفة للضوء المستقطب .

فالعديد من المركبات الأوكسينية تعطى الصورة اليمينة لها (D) نشاطاً أوكسينياً ، بينما تكون صورتها اليسارية (L) ضعيفة النشاط ، أو غير فعالة إطلاقاً . ومن أمثلة ذلك ، مركبات Indol iso propionic acid and 2,4 Dicloro phenoxy iso propionic acid فالصورة اليمينية لهما ؛ أى الصورة (D) هى التى لها نشاط أوكسينى واضح ، أما الصورة اليسارية لهما ؛ أى الصورة (L) فنشاطها ضعيف ، أو غير فعال .

الفصل الثامن عشر

إستخلاص وتقدير الأوكسينات

Extraction and Determination of Auxins

- الإستخلاص :
  - الإنتشار - استخدام المذيبات
- الفصل والتنقية .
- تقدير الأوكسين فى النبات
  - الطرق الكيماوية .
  - الطرق البيولوجية :

١- اختبار إنحناء غمد الورقة الأولى لبادرة الشوفان .

٢- إختبار إنحناء ساق البسلة المشقوق .

٣- إختبار إنقسام الخلايا ، فى قطاعات البطاطس ، والخرشوف .

٤- إختبار النمو المستقيم ، لغمد الورقة الأولى فى القمح .

٥- إختبار قطاعات غمد الشوفان .

٦- إختبار إعاقة نمو جذور الجرجير .

الفصل الثامن عشر

استخلاص الأوكسينات وتنقيتها

Extraction and Determination of Auxins

الإستخلاص : Extraction

سبق أن ذكرنا ، أن الأوكسين يوجد فى الأنسجة النباتية ، فى صورة حرة ، وأخرى مرتبطة . والأوكسينات الحرة قابلة للإنتشار ، كما هى قابلة للذوبان فى الماء ، إلا أنه لا يفضل إستخلاصها به ، حيث يعمل الماء كمذيب ، أيضا ، لمركبات عديدة أخرى ، وخاصة السكريات ، فيصعب تنقيتها ، علاوة على ، ما يتسبب عن ذلك ، من إختلاف الكمية المقدرة فيه عن التركيز الأصلى بالنسيج . وعادة يتم الإستخلاص بأى من الطرق الآتية :

١ - الإستخلاص بالإنتشار : Diffusion extraction

والصورة الحرة قابلة للإنتشار ، على عكس الصورة المرتبطة ، وتتم تقنية الإنتشار Diffusion technique ، بفصل الأجزاء النباتية ، المراد إستخلاص الأوكسين الحر منها ، بحالتها الغضة الطبيعية ، ودون قتلها ، ثم وضعها على قطع من الآجار بتركيز ١ -٢ % ، فى ظروف معملية ، مناسبة من حيث درجة الرطوبة النسبية المرتفعة (٩٠ %) ، ودرجة حرارة منخفضة نسبيا ، لمنع تأكسد الأوكسين الناتج ، ثم تترك مدة مناسبة للسماح للأوكسين بالإنتشار ، طبقا لقوانين الإنتشار المعروفة ، مع تدرج التركيز . وهو إنتشار قطبى . وبعد إنتهاء مدة الإستخلاص ، يجمع الأوكسين المتجمع فى قطع الآجار ، ويتم فصله وتقديره .

وتتميز طريقة الإنتشار بسهولة إجرائها ، وتوافر إمكانياتها ، وإستمرار إنتاج الأوكسين أثناء عملية الإستخلاص بها ، طالما كانت الأجزاء النباتية المفصولة حية . كما يمكن بإستخدام طريقة الإنتشار تقدير معدل تكوين الأوكسين خلال فترة زمنية معينة .

إلا أن الطريقة يعاب عليها ، عدم إمكانية فصل الأوكسين المرتبط ، إضافة لإنتشار بعض المثبطات ، التى قد تكون مرافقة للأوكسين الحر . وبذلك يصعب الحصول على الأوكسين الحر بصورة نقية ، علاوة على ما قد يتسبب ، عن الطريقة ، من أكسدة المستخلص ، وفقد فعالية الأوكسين الفسيولوجية .

٢- الإستخلاص بالمذيبات Solvents extraction

وهى الطريقة الأكثر إستخداما ، وفيها يتم استخلاص الأوكسين الحر ، وصورته المرتبطة ، بذات المذيب المستخدم ، بطريقة تفاضلية . وتمتاز هذه الطريقة بإمكانية إجرائها فى أى وقت ، وحسب الظروف ، حيث يمكن حفظ النسيج النباتى المراد إستخلاص الأوكسينات منه لمدة قد تصل إلى ستة أشهر ، لحين توافر إمكانيات الإستخلاص ، دون فقد الأوكسين لنشاطه الفسيولوجى ، على أن يكون حفظ النسيج فى درجة حرارة التجمد ، ويفضل بإستخدام النيتروجين السائل . وفى هذه الطريقة ، يتم إستخلاص الأوكسين بسحق المادة النباتية الغضة ، أو التى تم حفظها على درجة التجمد ، مع أى من المذيبات العضوية ، المختصة بإيقاف النشاط الإنزيمى ، للمحافظة على مستوى الأوكسين وقت التقدير مباشرة ، مثل كحول الميثايل ، أو الإيثايل ، أو الكلوروفورم . كما يمكن إستخدام الأحماض المخففة ، أو الإنزيمات المحللة ، لهذا الغرض . ثم يتم حفظ الخليط (منقوع المادة النباتية والمستخلص) لمدة ساعتين ، ضمانا لتمام الاستخلاص ، تحت درجة حرارة الصفر المئوى ، لمنع تأكسد الأوكسين ، وفقد نشاطه ، تحت تأثير درجة الحرارة المرتفعة . ثم يصفى الخليط ، خلال قمع ترشيح ، ويستقبل الراشح ، الذى يحتوى ، فى هذه الحالة ، على الأوكسينات ، والمواد الأخرى المرافقة ، القابلة للإستخلاص ، أو الذوبان فى المذيب المستخدم ، حيث يتم فصلها وتنقيتها . ومن الملاحظ أن كمية الأوكسين المستخلص ، تزداد بزيادة فترة الإستخلاص ؛ لتحرر الأوكسين المرتبط .

الفصل والتنقية The separation and Purification :

ويتم فصل الأوكسينات ، عن الشوائب معها ، بالعديد من الطرق ، لعل أهمها الفصل اللونى Chromatogrampphy ، باستخدام الورق ، أو ألواح الطبقات الرقيقة Thin Layer للفصل الكروماتوجرافى ، ثم يتم تنقيتها ، وتبلورها ، وتحسب

كمية الأوكسين فى المستخلص ، بمعلومية النشاط القياسى لعينة نقية ، ومقارنة خواصها الفيزيقية ، مثل درجة الإنصهار ، و الطيف الكتلى mass spectrometry ، مع مقارنة طبيعتها الكيماوية .

تقدير الأوكسين Determination of Auxias

لتقدير كمية الأوكسين فى النبات ، ومدى نشاطه الفسيولوجى ، عدة طرق مختلفة أهمها وأكثرها شيوعاً ما يلى :

أولاً : طرق كيماوية :

وتعتمد هذه الطرق على قياس كثافة اللون المتكون ، نتيجة تفاعل الأوكسين ، المستخلص والذى تم تنقيته ، مع بعض الجواهر الكشافة Reagents . ومن الطبيعى أن يتناسب كثافة اللون المتكون ، مع درجة تركيز الأوكسين تناسبا طردياً . ويتم قياس كثافة اللون بإستخدام أجهزة قياس كثافة اللون ، المعروفة Colorimeters أو Spectrophotometers عند أطوال موجية للإمتصاص Optical density معلومة ، ومقارنة القراءة الناتجة مع المنحنى المعيارى Calibration or standard curve ، الذى يعبّر عن قراءات درجات تركيز متباينة من الأوكسين الصناعى . وأشهر هذه الطرق إستخداماً هو استخدام الجوهر الكشاف Salkowski[*] وهو ما يعرف باختيار Salkawski . ويعتمد الاختبار على تكوين اللون الأحمر مع الأوكسين حتى تركيز ٠,٢ ملجرام / لتر ، فى وجود الجوهر الكشاف .

ولإجراء الإختبار ، يحضر منحنى القياس Calibration curve لتركيزات قياسية ، متباينة ، من الأوكسين الصناعى . ولتكن ٠,٢ ، ٠,٤ ، ٠,٦ ، ٠,٨ ، ١,٠ ملجرام / لتر . ثم يؤخذ من المحاليل القياسية ، فى أنابيب اختبار ، 1ml منها ، يضاف إليها 2ml من الجوهر الكشاف ، وتقلب جيداً ثم تترك مدة

[*] ويتم تحضير الجوهر الكشاف Salkowski بإضافة ٢ مليلتر من كلوريد النحاس ، الذى تركيزه ٠,٠٥ مول ، إلى ١٠٠ ميلتر من حمض فوق الكلوريك Perchloric acid ، بتركيز ٥ % .

النصف ساعة تقريباً . يلاحظ تكوّن لون أحمر يتناسب كثافته تدريجياً ، مع درجة تركيز الأوكسين .

ويقاس كثافة اللون المتكون ، عند طيف إمتصاص طول موجاته بين 520 – 530 نانومتر ، ويعمل منحنى القياس المطلوب . وتكرر العملية السابقة مع المستخلص النباتي ، المطلوب تقدير الأوكسين به ومن منحنى القياس ، يمكن حساب درجة تركيز الأوكسين فى النسيج النباتي .

ويعاب على هذه الطريقة ، أنها ، غالبا ، ما تعطى نتائج يجانبها الصواب أحياناً ، وقد تكون مضللة ، لأنه قد توجد مواد مشابهة ، فى التركيب الكيماوى ، للأوكسين الطبيعى ، ولكن ليس لها أى نشاط أوكسينى حقيقى فى النبات ، فضلاً على أن الأوكسين يوجد ، أحياناً ، فى المادة النباتية بتركيزات ضئيلة جداً (أى أقل من ٠,٢ مجم / لتر) مما يجعل تقديره أمراً فى غاية الصعوبة ، فضلاً عن عدم الدقة الكافية فى الحصول على التقدير المطلوب ، خاصة إذا تعرض الأوكسين للأكسدة . فالأوكسين المؤكسد لا يعطى لوناً مع الجوهر الكشاف المستخدم . ومن الجدير بالذكر ، أنه إذا أضيفت كمية معلومة من حمض الخليك إلى المستخلص النباتي ، وتم تقدير كثافة اللون المتكون ، بعد إضافة الجوهر الكشاف ، فإن كثافة المستخلص النسبية ، تقل بما قيمته كمية الأوكسين اللازم لأكسدة الإنزيمات .

وفى حالة إنخفاض كمية الأوكسين عن الحجم اللازم لتقديره كيماويا ، تستعمل أى من الطرق البيولوجية الآتي بيانها .

ثانياً : طرق بيولوجية Bioassy of auxins

يعتمد التقدير الحيوى للأوكسينات على التأثير الطبيعى للأوكسين ، الموجود فى النبات ، أو المواد ذات النشاط الأوكسينى ، على بعض العمليات الفسيولوجية ، التى تُحدث فيها الأوكسينات تأثيرات مميزة بها ، مثل التغيرات فى الطول أو الإنحناء أو غيرهما . وفى هذه الطرق ، تستعمل أنسجة حية ، يتم عن طريقها ، قياس درجة النشاط البيولوجى ، للمواد المراد تقديرها ، ويعتمد إختيار الطريقة المستخدمة ، ،على

نوع المادة المختبرة ، ودرجة نشاطها الفسيولوجى ، وسرعة إستجابة النسيج لهذه المادة .

١- إختبار إنحناء غمد الورقة الأولى لبادرة الشوفان

ويعتبر هذا الإختبار هو أول إختبار حيوى للأوكسينات ، وربما أفضلها إكتشفه واستعمله (Went (1928 ، ومازال يستعمل حتى الآن ، وهو أهم مميزاته ، كما أنه إختبار حساس للتركيزات المنخفضة من الأوكسين ، ويمكن أن يعتمد عليه، ويعوّل على نتائجه .

وتعتمد الفكرة الأساسية لهذا الإختبار ، على سرعة ، ودقة ، الحركة القطبية للأوكسين ، فى غمد بادرة الشوفان . ولا تستعمل هذه الطريقة لتقدير الأوكسينات الصناعية ، التى لا تنتقل قاعديا بسهولة ، كما يلزم لإجراء هذا الإختبار غرف نمو مجهزة ، يمكن التحكم فى درجة الحرارة ، ونسبة الرطوبة ، بها ، ضماناً لنجاح التجربة ، وعدم جفاف البادرات ، أو مكعبات الآجار المستخدمة .

والطريقة تعتمد على ظاهرة طبيعية ، تميز غمد الورقة الأولى لبادرة الشوفان ، عن غيره من النباتات ، وهى نموه طولا ، فى الضوء ، بما يتراوح بين ٢ -٣ سم ، وفى الظلام ، بما يتروح بين ٦ -٧ سم ، كما ينمو عرضيا إلى حوالى ١ سم بدرجة تسمح بإختراق الورقة الأولى ، ونفاذها بسهولة . ويتم النمو عن طريق إنقسام وإستطالة خلاياه المكونة له . وهذا النمو الحجمى يسمح بإجراء الإختبار .

فالأوكسينات عند وضعها على أحد جوانب الغمد ، تنتقل قطبيا (قاعديا) ؛ أى من القمة تجاه القاعدة وفقط ، ولا تنتقل جانبياً ، بدرجة محسوسة ، خلال خلايا هذا الجانب ، مسببة أثرها الفسيولوجى ؛ أى النمو الطولى ، لخلايا هذا الجانب ، فقط دون غيرها ، وبمعدل أسرع من إستطالة الجانب الآخر . وينتج عن ذلك ، إنحناء الغمد ، بدرجة تتناسب مع كمية الأوكسين المضاف ، حتى تركيز ١,٥ - ٢ جزء فى المليون .

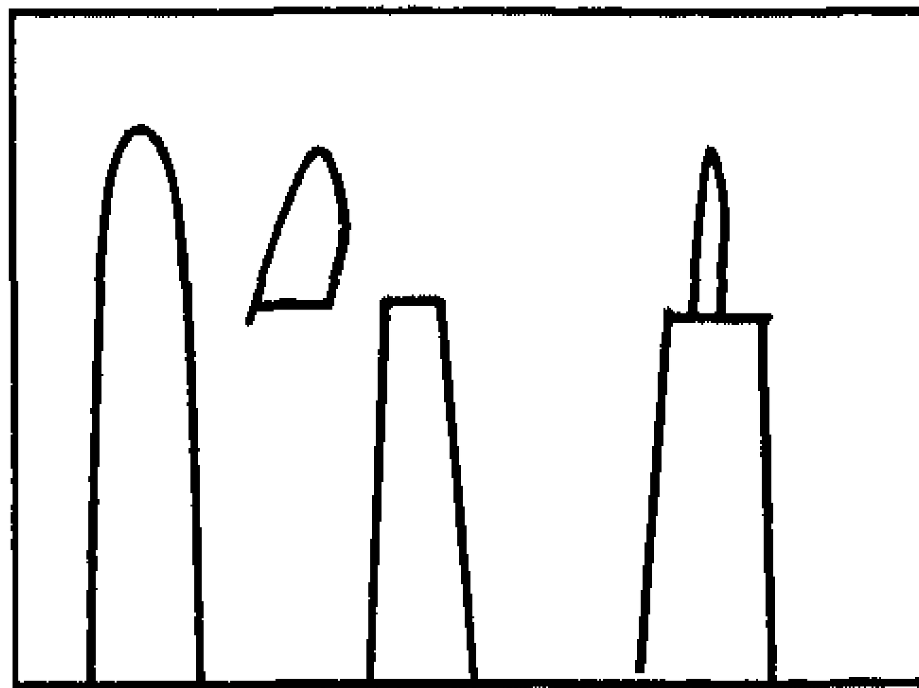
طريقة إجراء الإختبار Procedure

تستنبت حبوب الشوفان *Avena sativa* ، فى الظلام ، وعلى درجة حرارة ٢٥° م ، على بيئة نظيفة و مناسبة ، لمدة ٤٨ ساعة ، مع تعريض الحبوب المستنبته

إلى أشعة تحت حمراء لمدة ساعتين يوميا ، لمنع إستطالة السويقية الجنينية أو السلامية الأولى mesocotyle .

ومن الملاحظ أن تعريض الحبوب المستنبته إلى الضوء الأزرق ، يؤدى إلى إنخفاض حساسية الغمد للإختبار . ويمكن التغلب على الإستطالة الغير ملائمة للسلامية الأولى ، بتعريض البادرات ، بعد إنباتها بيومين ، إلى الضوء الأحمر لمدة ٢- ٤ ساعات .

ثم تنقل وترتب ، البادرات الناتجة ، عند وصولها لطول مناسب ، يسمح بنقلها طبيعيا ، كنظام المزرعة المائية ، وتترك حتى يصل طول غمد الورقة الأولى لحوالى ٢-٣ سم ، وهو الطول المناسب لإجراء الاختبار . وعادة تكفى الفترة ٤٨ – ٧٢ ساعة لذلك . ثم يستبعد مصدر الأوكسين الطبيعى من قمة غمد الورقة ، بإزالة المليمتر القمى ، وبعد ثلاث ساعات من تطويش (إزالة) قمة الغمد ، يزال ٢ -٤ ملليمتر تالية ، على مراحل ، بمعدل ١ مليمتر / ساعة ، لإزالة الأنسجة الجديدة ، المنتجة للأوكسين ، فتظهر الورقة الأولى . حيث تسحب قليلا ، و برفق ، بإستخدام ملقط نظيف ، وحتى تبرز أعلى الغمد ، أو خارجه ، بحوالى ٢ -٣ مليمتر ، كما هو موضح بالرسم التخطيطى .



رسم تخطيطى يوضح كيفية استبعاد مصدر الأوكسين الطبيعى من غمد ورقة الشوفان

و من ناحية أخرى ، تجهز قوالب مربعة صغيرة (٢ – ١٠ مليمتر٢) من صفيحة آجار (١,٥%) سمكها ١ ملم ، ويضاف إليها إندول حمض الخليك ، أو المادة الأوكسينية المراد إختبارها ، ثم توضع بإحتراس على أحد جوانب السطح المقطوع ، لغمد الورقة ، مع الاستعانة ببروز الورقة الأولى ، كدعامة قاعدية لهذه القوالب . ويراقب إنحناء الغمد ، على أن يتم تسجيل الإنحناء ، وتصويره ، بعد ساعتين . وتقاس زاوية إنحناء غمد الورقة ، من على صورة الظل

(الصورة الإشعاعية) بإستخدام Protractor . ومن الملاحظ ، أن درجة الإنحناء تتناسب طرديا ، مع درجة تركيز الأوكسين ، المضاف لقوالب الآجار ، حتى تركيز 2.0 – 1.5 جزء من المليون حسب الشكل .



رسم تخطيطى يوضح كيفية قياس درجة الإنحناء

ونظراً إلى أن أفضل درجة للإنحراف الإنحنائى تحدث بعد ١١٠ دقيقة ، حيث يقل بعدها درجة الإنحراف ، فإنه يجب تصوير الإنحراف ، فوتوغرافياً فى حدود الفترة من ٩٠ – ١١٠ دقيقة ، فقط للحصول على سجل ثابت للإنحراف ، و نتائج يعّول عليها بدقة . وتحدد درجة الإنحراف ، بقياس الزاوية المحصورة بين الإحداثى الرأسى، والخط المرسوم ، الذى يمثل المتوسط العام للقياسات ، والمطابق لمنحنى الإنحراف .

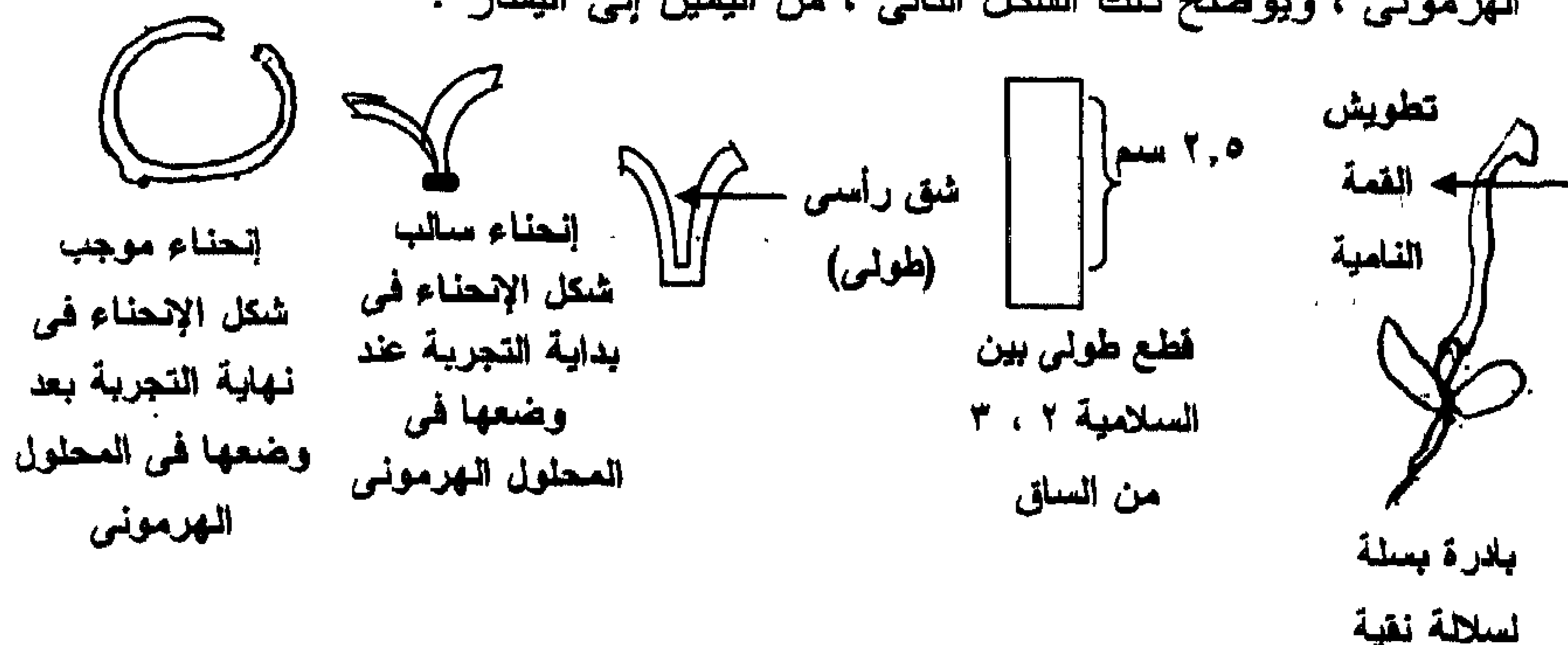
(2) اختبار إنحناء ساق البسلة المشقوق :

وقد إقترح هذا الإختبار Went عام 1934 ، ومازال يستعمل حتى الآن ، وهو إختبار لا يصلح للتركيزات البسيطة من الأوكسنيات . ويتميز بسهولة إجرائة ، ودقة نتائجه ، ويفضل استعماله فى حالة الأوكسينات ، أو منظمات النمو الأخرى ، التى لا تتحرك بسهولة ، خلال الأنسجة النباتية .

والإختبار يشبه إختبار إنحناء غمد ورقة الشوفان ، من حيث إعتماده على الإستجابة للنمو ، وعدم إعتماده على إنتقال الأوكسين الطبيعى خلال ساق البسلة . وفيه يؤخذ جزء من ساق بادرة البسلة ، لسلالة نقية مثل *Alaska* ، ويشق هذا الجزء طولياً إلى ما قبل نهايته ، ثم يسجل الإنحناء الطبيعى للقطع ، ويغمر فى المحلول الأوكسينى المراد إختباره ، ويراقب درجة الإنحناء ، مقارنة بالإنحناء الطبيعى . ويلاحظ أن الإنحناء الناشىء فى بداية التجربة يكون إنحناءً سالباً ؛ أى إلى الخارج ، بعيداً عن القشرة ، لزيادة حجم خلايا الأخيرة عن خلايا البشرة ، نتيجة امتصاصها

لماء المحلول الخارجى ، خاصة وأن المحلول المستخدم ناقص الأسموزية . ومع مرور وقت التجربة ، تبدأ إستجابة خلايا البشرة للأوكسين ، فيزداد تمددها ، ونموها الطولى ، مصحوباً بزيادة طفيفة ، فى القطر ، والحجم ، بينما تظهر إستجابة خلايا القشرة بشكل نمو فى القطر ، بدرجة أكبر عن النمو فى الطول .

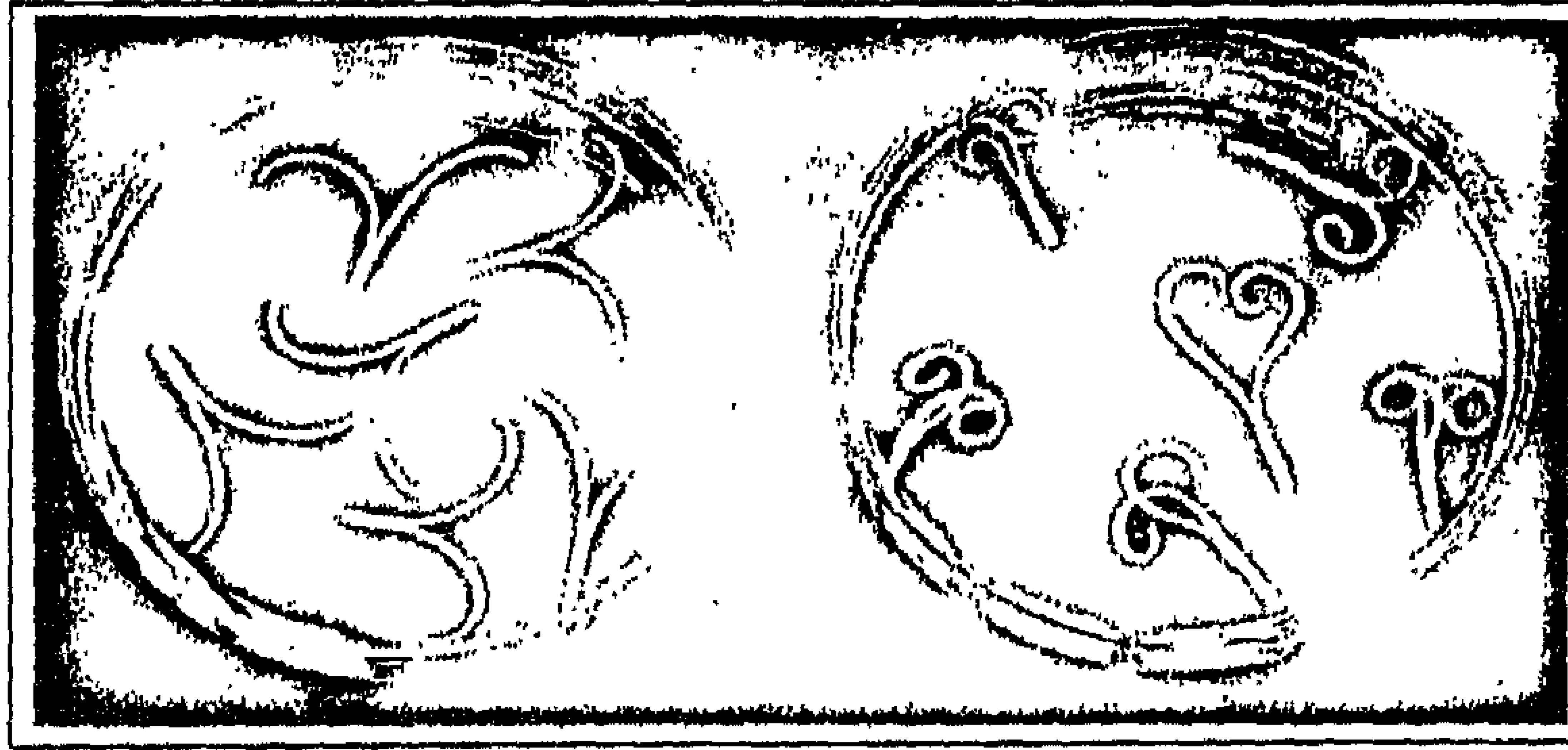
وبنهاية فترة التجربة ، تقاس الإختلافات النسبية فى النمو ، وطبيعته بين خلايا البشرة والقشرة نتيجة نقع القطاعات المنشقة فى المحلول الهرمونى ، على درجة الحرارة المناسبة . و يشاهد الإنحناء الموجب إلى الداخل ، بعيداً عن البشرة ، وهو يمكن تقديره . وقد وجد أن هذا الإنحناء يتناسب ، طردياً ، مع درجة تركيز المحلول الهرمونى ، ويوضح ذلك الشكل التالى ، من اليمين إلى اليسار .



طريقة إجراء التجربة Procedure

تستنبت بذور بسلة لسلالة نقية ، فى الظلام ، وتترك البادرات فى هذه الظروف لمدة ٨ أيام لكى تنمو ، على أن تعرض يومياً ، ولمدة ٣ ساعات ، للضوء الأحمر ، لزيادة حساسيتها للأوكسين . ثم تجمع البادرات ، وتطوش الريشة ؛ أى تقطع القمة النامية ، وهى تمثل مصدر الأوكسين . وتعمل قطاعات طولية ، بين السلامية الثانية والثالثة ، بطول حوالى ٢,٥ سم ، بحيث يتحصل على عدد مناسب منها . تنقع هذه القطاعات فى ماء مقطر ، لمدة ساعة ، لإزالة آثار الأوكسين الداخلى ، من هذه القطاعات . ثم تشق القطاعات طولياً ، وبطول ثابت (٢ سم) . ويوضع كل ٥ -٦ قطاعات فى طبق بترى ، يحتوى على 25 ml ، من محلول الأوكسين ، المراد

إختباره . وفى نهاية التجربة ، بعد حوالى ٦ ساعات ، من وضع القطاعات فى المحلول ، يلاحظ إستدارة جانبى الساق ، إلى ناحية القشرة بالداخل ، ملتفا بزاوية ، تزداد مع إرتفاع درجة تركيز الأوكسين ، حسب الشكل .



صورة توضيحية لإختبار إنحناء ساق البسلة المشقوق (أخذت القطاعات من ساق بادرات بسلة ، نميت بذورها فى الظلام etiolated ، وشقت حتى ثلثيها ، ووضعت فى الماء على اليسار ، وفى محلول مادة النمو المختبرة على اليمين) .

ثم يتم تقدير مدى إنحناء شقى كل قطع ، وقياس هذه الزاوية بالتصوير الفوتوغرافى ، أو بإستخدام جهاز Protractor ، وهى تتناسب مع درجة التركيز ، ثم يقاس الإنحراف بعد ذلك ، بقياس الزاوية بين الإحداثى الرأسى ، والخط المرسوم ، المطابق لمنحنى الإنحراف . ويلاحظ ، أيضا ، كما هو الحال فى إختبارات الطرق الحيوية ، أن يتم إجراء التجارب فى غرف نمو ، يمكن التحكم فيها ، عند درجة حرارة ثابتة ، على ٢٥ °م ، ورطوبة مناسبة (٨٠ – ٩٠ %) .

(3) إختبار إنقسام الخلايا فى قطاعات البطاطس والخرشوف

وأساس الإختبار ، الذى اعتمد عليه ، هو الحقيقة المعروفة عن أن الأوكسين ينشط إنقسام الخلايا فى بعض النباتات مثل البطاطس ، والخرشوف ، ويزيد من إستطالتها فى الغالب . وفى هذا الإختبار ، توضع قطاعات عرضية متساوية ، من البطاطس أو الخرشوف ؛ فى محاليل متدرجة التركيز ، من الأوكسين ، وتفحص ،

تحت الميكروسكوب ، بعد فترة (عدة أيام) وكلما زاد تركيز الأوكسين زادت إنقسامات الخلايا ، واستطالت .

(4) إختبار النمو المستقيم لغمد الورقة الأولى فى القمح

Wheat coleoptiles straight growth test

وحساسة هذا الإختبار أقل من حساسية إختبار انحناء غمد الورقة الأولى ، إلا أنه سهل الاجراء . مع توافر إمكاناته .

وأساس هذا الإختبار Principle هو أن التركيز المتماثل للأوكسين ، فى خلايا غمد الورقة ، يؤدى إلى تماثل النمو ، فإذا وضعت اغماد الأوراق الأولى من القمح فى طبق بترى تحتوى على محلول أوكسين ، يكون النمو فيها متماثلاً لجميع جوانبه ، وتظل هذه الأغماد على إستقامتها . ويتناسب النمو الطولى مع لوغاريتم تركيز الأوكسين .

طريقة إجراء الإختبار Procedure

تجهز البادرات بطريقة مماثلة لإختبار إنحناء غمد الورقة الأولى للشوفان ، السابق بيانه ، وعند بلوغ طول الغمد ٢ –٣ سم (أى بعد ٧٢ ساعة من الاستنبات) يزال ٣ ملم من قمة الغمد ، بطريقة مشابهة أيضا ، يستتبعه بقطع ٤ ملم من الطرف العلوى أيضا . ثم توضع الأغماد لمدة ساعتين ، فى طبق بترى ، يحتوى على ماء مقطر فقط ، ثم تسحب طرف الورقة الأولى برفق . وترتب الأغماد المقطوعة رأسياً ، فى طبق بترى آخر ، يحتوى على محلول الأوكسين ، أو المادة المراد اختبارها ، بإستخدام أنابيب شعرية دقيقة ، وتترك مدة مناسبة فى الظلام ، لمدة ٢٤ ساعة ، ثم تقاس درجة النمو الطولى لهذه الأغماد ، والتى تتناسب مع لوغاريتم تركيز الأوكسين حتى ١٠ جزء فى المليون .

(5) إختبار قطاعات غمد الشوفان Avena coleoptiles test

وقد إكتشف هذا الإختبار Bonner عام 1933 م ، ومنذ ذلك الوقت وهو شائع الإستخدام . ويتميز الإختبار بسهولة إجرائه ، وتوافر إمكاناته ، ويمكن إستعماله لمدى واسع من تركيزات الأوكسين ، أو مادة النمو المختبرة ، التى تفشل الإختبارات

السابقة فى إختبارها ، مع عدم وجود العقبات الخاصة بإنتقال منظمات النمو ، حيث أن بعض من هذه المنظمات لا تكون سهلة الإنتقال بالمقارنة بالأوكسين الطبيعى IAA ، مما لا يسهل معه إستعمال إختبار إنحناء غمد الشوفان . وبالرغم من ذلك ، فإن إختبار الإنحناء يتميز عن هذا الإختبار فى شدة حساسيتة للتركيزات المنخفضة جدا ، مما يجعله وسيلة أساسية للإختيار ، فى حالة المستخلصات النباتية ، المحتوية على كميات ضئيلة ، للغاية ، من الأوكسين .

وتعتمد فكرة هذا الأختبار على قدرة الأوكسين على إستطالة الخلايا ، حيث لا يحدث هنا إنتقال للأوكسين ، أو حدوث نمو ، كما هو الحال فى إختبار الإنحناء السابق بيانه وتصديره الإختبارات الحيوية .

طريقة إجراء التجربة Procedure

يستخدم فى هذا الإختبار حبوب الشوفان ، لأحد السلالات النقية ، مثل فيكتوريا . ثم تستنبت كالمعتاد ، وتنمى البادرة ، فى الظلام ، على درجة حرارة ٢٥ ° م ورطوبة نسبة ٨٠ – ٩٠ % ، مع إمكانية إستخدام الضوء الأحمر الضعيف فى غرفة النمو . وعندما يصل طول الغمد لحوالى ٢,٥ – ٣ سم ، أى بعد حوالى ٤٨ – ٧٢ ساعة ، تجمع البادرات ، وتطوش قممها النامية ، بطول ٤ ملم على مراحل ، بمعدل ملليمتر واحد كل ساعة ، للتخلص من مصدر الأوكسين ، ثم يؤخذ من كل غمد قطاع طوله ٣ –٥ ملليمتر ، وتفضل فى بعض التجارب قطاعات يصل طولها إلى ١٠ ملليمتر ، وتنقع القطاعات فى ماء مقطر ، لمدة لا تقل عن ساعة ، للتخلص من آثار الأوكسين الطبيعى بها ، ثم توزع عشوائياً فى أطباق بترية ، يحتوى كل منها على ٢٠ ملليلتر من محلول الإختبار الهرمونى ، مضافاً إليه محلول ١ –٢ % سكروز ، ومحلول منظم ضعيف ؛ مثل محلول الفوسفات ، أو النترات ، عند pH 5.5 . مع مراعاة إستخدام أطباق مقارنة Control ، لا تحتوى على الأوكسين ، أو المحلول الهرمونى ، كما يراعى إستخدام بعض الأطباق التى يوضع بها تركيزات معلومة من الأوكسين ، أو المحلول الهرمونى ، حيث تتأثر حساسية القطاعات لدراسة تأثيراتها على عمر وطول القطاعات النباتية المستخدمة . وأخيراً ، توضع الأطباق البترية فى غرفة النمو ، على درجة حرارة ٢٥ ° م ، لمدة ١٢ –٤٨ ساعة ، وتقاس طول

القطاعات ، خلال هذه الفترة ، كل ١٢ ساعة ، بإستخدام ميكروسكوب مزود بمقياس ، لتقدير معدل الزيادة فى طول القطاعات . وتمثل القراءة ، فى نهاية التجربة ، أى بعد ٢٤ أو ٤٨ ساعة ، مقدار النمو معبراً عنه بالطول الكلى .

ويلاحظ أن الزيادة فى طول القطاعات تكون زيادة قطبية ، حتى الإثنتى عشرة ساعة الأولى ، بعدها تستمر الزيادة ولكن بمعدل أبطأ .

(6) إختبار إعاقة نمو جذور الجرجير

من المعروف أن الجذور أكثر حساسية لتأثير الأوكسين من السوق ، وأن التركيزات البسيطة من الأوكسين تنشط نمو الجذر ، بينما التركيزات من الأوكسين التى تنشط نمو الساق ، تعيق نمو الجذور ، وهو تأثير غير مباشر ، حيث تؤدى المعاملة بالأوكسين ، إلى إنتاج الإيثيلين ، وهو سبب الإعاقة المباشر . هذه الحقائق هى الفكرة الأساسية التى إعتمد عليها هذا الإختبار .

ومن مميزات الإختبار إمكانية إستعماله لتقدير التركيزات الضئيلة جداً من الأوكسين ، الموجودة فى المستخلصات النباتية ، كما هو الحال فى إختبار إنحناء غمد الشوفان ، حيث تصل درجة حساسيتة ، لإندول حمض الخليك ، إلى ٠,٠٠٠٠١ ملجرام / لتر .

طريقة إجراء التجربة Procedure

تعقم البذور ، ثم تنبّت على ورق ترشيح رطب ، وعندما تصل الجذور إلى الطول المناسب ، توضع البادرات فى أطباق بترية ، تحتوى على ١٥ ملليلتر من محلول الإختبار ، ثم يقدر معدل نمو الجذور، كل ١٢ ساعة ، ومقداره الكلى بعد ٤٨ ساعة ، بإتباع الطرق المستخدمة فى الإختبارات السابقة .

ومن الجدير بالذكر ، مراعاة ما سبق ذكره بشأن الإشتراطات التى يجب توافرها فى حجرة النمو ، من حيث درجة الحرارة والرطوبة ، عند إجراء الإختبارات الحيوية للأوكسين ، فجميعها تتميز بسهول إجرائها ، على أن تجرى فى حجرة مظلمة ، مزودة بضوء أصفر معتم ، لأن الأنسجة النباتية تفقد حساسيتها للأوكسين ، عند تعرضها للموجات الضوئية المنخفضة .

الفصل التاسع عشر

مضادات الأوكسين

Antiauxins (Auxin Antagonists)

- نقد فكرة مضادات الأوكسين وأسبابها .

الفصل التاسع عشر

مضادات الأوكسين Antiauxins (auxin antagonists)

سبق أن ذكرنا أن التركيب الفراغي للمركب الأوكسيني هو من الأساسيات الضرورية لإظهار تأثيره الفسيولوجي ، على العمليات الحيوية . وعلى ذلك ، فإن المركبات الشبيهة ، وليست المطابقة ، يمكن أن تتداخل مع المركب الأوكسيني ، وتعيق ، أو تبطل ، من تأثيره الفسيولوجي المعروف .

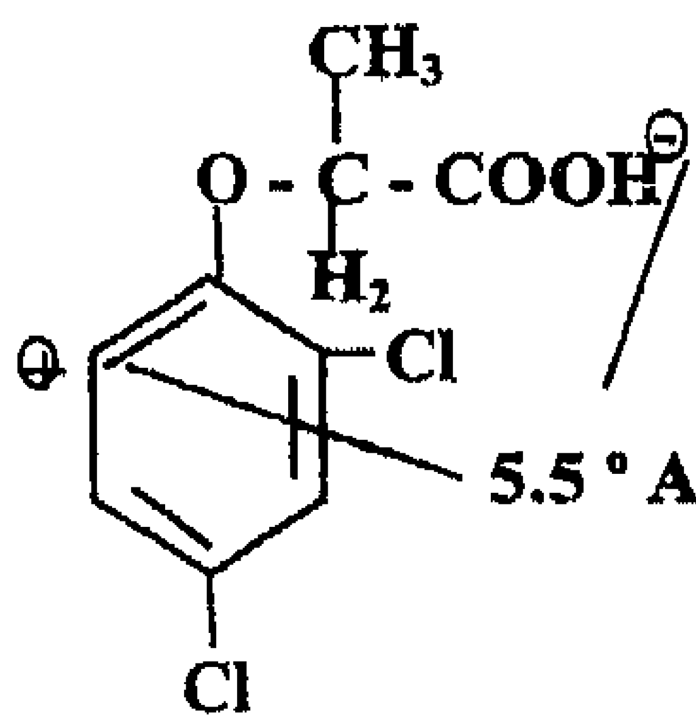
وأول من أوضح مصطلح مضادات الأوكسين ، كل من Mc- Rae and Bonner عام 1953 ، وعرفاها بأنها المركبات التي لها تراكيب مشابهة جداً – وليس مطابقاً – لتركيب الأوكسين ، حيث ينقصها بعض المتطلبات التركيبية اللازمة لإظهار فعالية ونشاط الأوكسين . أي أنها تلك المركبات التي تبطل ، أو تثبط من النشاط الأوكسيني ، وتتنافس على مراكز نشاطه بالخلية ، نظراً لتشابه التركيب الكيماوي بينهما . ومن أمثلتها مركب ثنائي كلوريد إينوزيتول (2,4 DCA) ، فهو يتشابه تركيبا مع 2,4 D ، ولكن لا يتطابق معه ، فهو لا يحتوي على مجموعة كربوكسيل COOH في سلسلته الجانبية ، وبوجودهما معا ، لا يظهر النشاط الأوكسيني ، حيث يعيق الأول عمل الثاني ، ويتنافس على نفس مراكز النشاط بالخلية النباتية . وتعتمد قدرة المضاد الأوكسيني في إبطال النشاط الأوكسيني ، على النسبة بين المضاد المشابه والأوكسين الأصلي ، حيث يظهر التضاد ، بشكل واضح ، كلما زادت النسبة بينهما ، والعكس صحيح .

وتختلف مضادات الأوكسين antiauxins عن معوقاته ، **فالأولى** ، كما قلنا ، تتشابه في التركيب الكيماوي مع الأوكسين ، وتتنافس على مراكز النشاط الفسيولوجي بالخلية . أما **الثانية** ، فهي مركبات تختلف في التركيب الكيماوي عن الأوكسين ، ولا تتنافس على مراكز النشاط ، ولكنها مركبات تعمل على تثبيط تكوين

، أو تخليق ، الأوكسين ولا تبطل نشاطه الفسيولوجى . وعلى ذلك ، يقل النشاط الأوكسينى نتيجة لإنخفاض تركيزه بالخلية .

وقد تسبب مثبطات النمو growth inhibitors ، مثل حمض الأبسبسيك ، والفينولات الأحادية ، ما تسببه مضادات الأوكسين ، من أكسدة الأوكسين ، أو الإرتباط به . وقد تثبط من إنتقاله داخل النبات . فالفينولات الأحادية ، تعتمد ميكانيكية عملها فى تثبيط النمو فى كونها تعمل كمعاون إنزيمى Co enzyme ، لإنزيم IAA oxidase ، فيزداد نشاطه ، بوجودها ، ويكون من شأنها تثبيط تخليق الأوكسين IAA ونقص تركيزه بالخلية ، فلا يظهر نشاطه الفسيولوجى ، وهو ما سيأتى بيانه .

وطالما نحن بصدد الحديث عن مضادات الأوكسين antiauxins ، فإن مركب 2,4 Dichloro phenoxy iso butyric acid ، الموضح أمامه ، هو أقرب ما يكون لمضادات الأوكسين ، حيث أنه لا يمنع فقط التأثير المعيق للأوكسين على نمو الجذور ، بل ينشط نموها لحد ما ، وليس له نشاط ضوئى ، أو توزيع فراغى ، وهى عوامل كلها تجعل فعاليته كأوكسين منعدمة تماماً . ولكنه فى نفس الوقت ، يتشابه مع الأوكسين فى وجود السلسلة الجانبية المنتهية بمجموعة كربوكسيل ، ووجود الشحنة الموجبة على ذرة كربون الوضع ortho والتى تبعد عن الشحنة السالبة لمجموعة الكربوكسيل بمسافة ٥,٥ انجستروم .



وبهذا التعريف الذى وضعاه McRae and Bonner ، تم إكتشاف العديد من المركبات المضادة لعمل الأوكسينات ، والمميزة بتراكيب جزيئية مشابهة وليس مطابقة للأوكسين . ويترتب على إختلاطها بالأوكسين إعاقة فعاليته ، وعدم إظهار أثره الفسيولوجى . وقد وجد أن كثير من المركبات المكتشفة كمضادات أوكسين ، لا يتوقف تأثيرها على إعاقة عمل الأوكسين ، وعدم إظهار تأثيره ، وفعاليته النشطة ، عن

طريق المنافسة ، بل أن لها تأثير منشط على نمو الجذور ؛ أى أنها تزيل الأثر المعيق للأوكسين على نمو الجذور .

ويرى Audus (1959) أن مصطلح مضاد الأوكسين هو مصطلح يميز مجموعة من المركبات لها القدرة على منافسة الأوكسينات على مراكز النشاط فى الخلية الحية ، لتشابه تركيبها الجزيئى مع الأوكسين ، وهو ما يفسر تأثيرها المعيق للأوكسين وعدم ظهور نشاطه الفسيولوجى ، وخاصة على مظاهر النمو .

ويرى كثيرون أنه يمكن التقليل من الأثر المعيق لمضادات الأوكسين ، بإضافة كمية كبيرة من الأوكسين ، ضماناً لإحتلال مراكز النشاط بجزيئات الأوكسين وشغلها جميعاً .

وطبقا لوجهة النظر الخاصة بضرورة توافر شروط ثلاثة أساسية فى الأوكسين لأداء وظيفة ، فإن هناك ثلاث نماذج من مضادات الأوكسين وهى :

١- مركبات مضادة للأوكسين ينقصها الحلقة المناسبة .

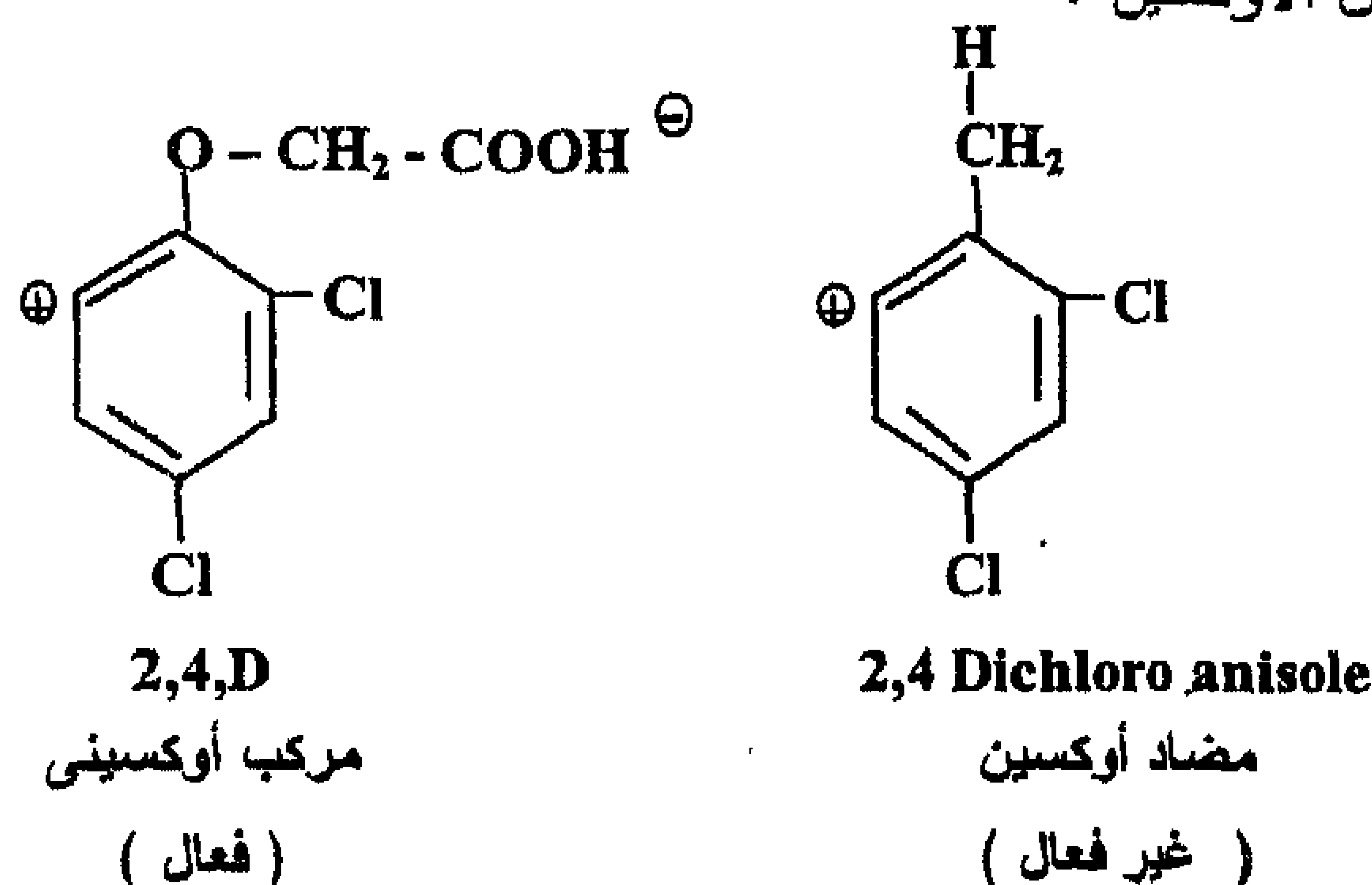
٢- مركبات مضادة للأوكسين ينقصها السلسلة الجانبية المناسبة .

٣- مركبات مضادة للأوكسين ينقصها التوزيع الفراغى الملائم بين الحلقة الغير مشبعة والسلسلة الجانبية .

وقد قاما McRae and Bonner بعمل توصيف دقيق لآلية عمل مضادات الأوكسين بإستخدام مركب 2,4,D ، وهو أوكسين مخلق ، وأمكنهما تحضير بعض المركبات الشبيهة له – وليست المطابقة – وكذا مشتقات منه ، ولها بعض المميزات التركيبية . وأمكنهما إثبات منافستها جميعاً للأوكسين المخلق على مراكز النشاط بالخلية ، مما سبب فقد فعاليته . كما تم إثبات أن إرتباط المركب الشبيه بنقطة إتصال واحدة ، أو اثنين ، على مراكز النشاط ، بدلا من نقطتين ، أو ثلاث نقط إتصال ، حسب نظريات تفسير فاعلية عمل الأوكسين ، يحول دون ظهور نشاط الأوكسين

وفعاليته . وقدم الباحثان ثلاث حالات توضح كيف يمكن بإجراء تعديل بسيط فى جزئ 2,4, D ، أن يقوم بدور مضاد الأوكسينات ، وهى :

١- حذف مجموعة الكربوكسيل الحامضية ، من على السلسلة الجانبية ، وهى أساسية لعمل الأوكسين .

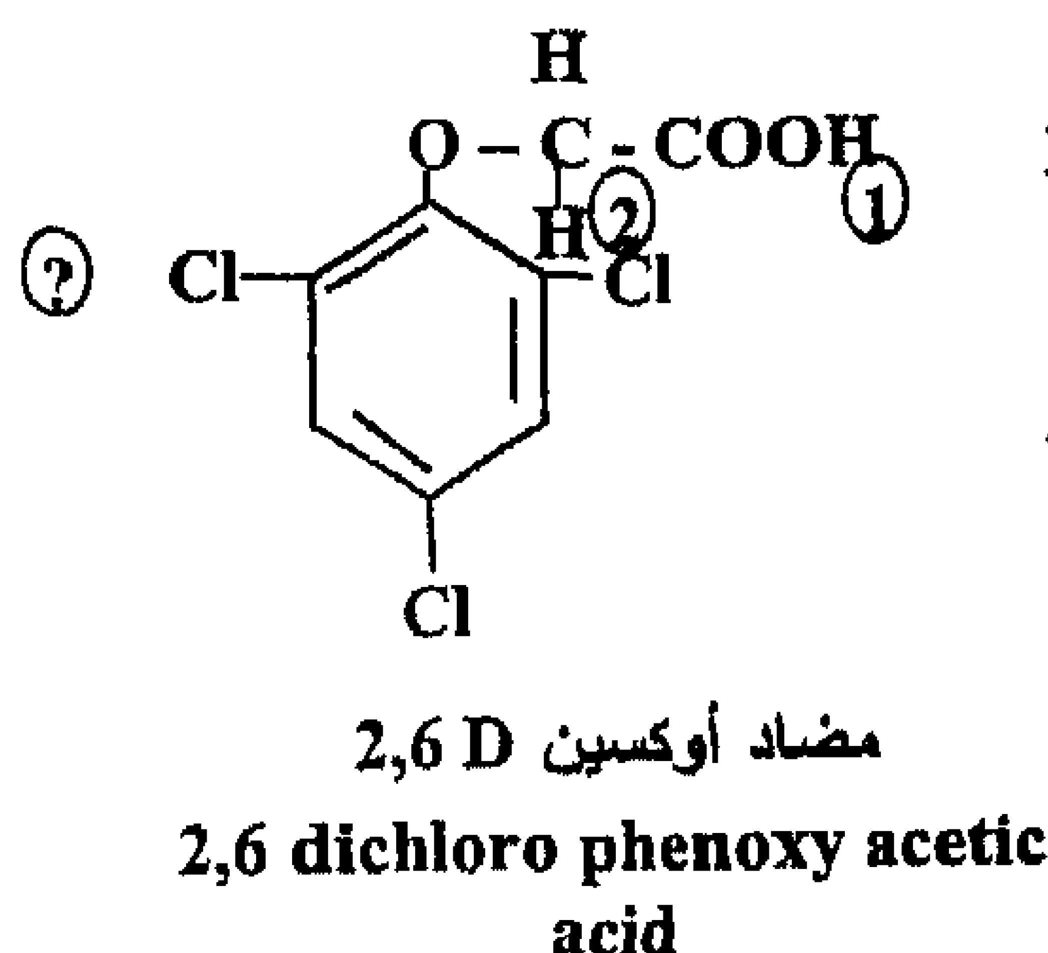


2,4,D
مركب أوكسينى
(فعال)

2,4 Dichloro anisole
مضاد أوكسين
(غير فعال)

فمركب 2,4 Dichloro anisole ليس له مجموعة كربوكسيل ، فيمتنع تكوين نقط الإتصال ، الثلاثة ، على مراكز النشاط (مجموعة كربوكسيل – ذرة هيدروجين واحدة على الأقل – المسافة بين الشحنة الموجبة والسالبة) .

٢- حذف مركز التأثير الأساسى فى الحلقة الغير مشبعة ، وهو الوضع أرثو ortho بالنسبة للسلسلة الجانبية ، وهى ذرة كربون رقم ٦ ، عن طريق دخول ذرة كلور فى هذا الوضع .

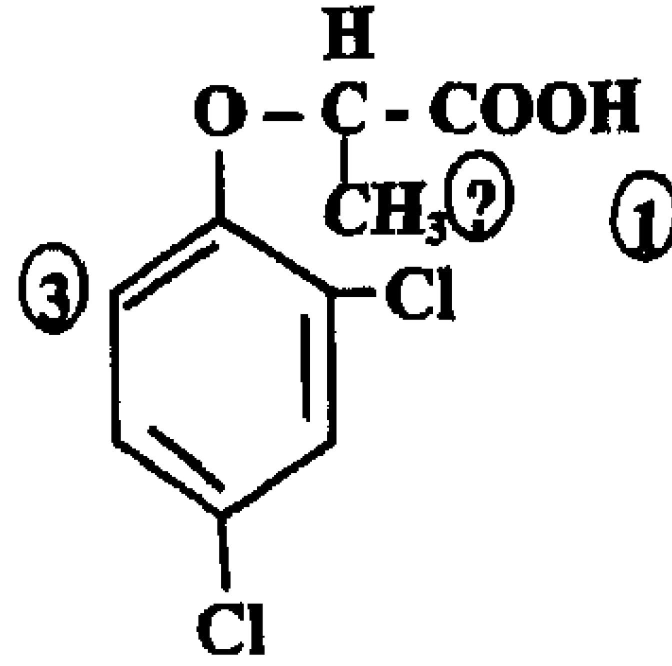


مضاد أوكسين 2,6 D
2,6 dichloro phenoxy acetic acid

فمركب 2,6 dichloro phenoxy acetic acid يعتبر من أكثر المضادات إعاقة لتأثير الأوكسين ، حيث ينقصه الحلقة المناسبة ، وحيث تشغل ذرة كلور كلا الوضعين ortho .

٣- إلغاء التوزيع الفراغي المناسب ، بين الحلقة ومجموعة الكربوكسيل ، وهو لازم لعمل الأوكسين .

حيث تم إدخال مجموعتى ميثايل CH_3- ، على السلسلة الجانبية ، لجزئ المركب الأوكسينى 2,4 -D ، فتكون مركب 2,4 Dichloro phenoxy iso butyric acid ، وهو مركب له تأثير مضاد الأوكسين ، نظراً لعدم ملاءمة التوزيع الفراغي ، الفضائى ، بدخول مجموعتى ميثايل ، على السلسلة الجانبية .

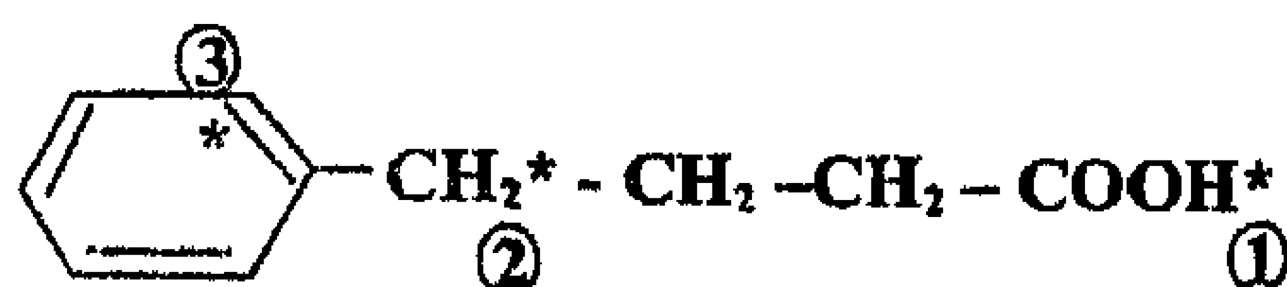


2,4 Dichloro phenoxy iso butyric acid

ومن الجدير بالملاحظة ، أن هناك مركبات عديدة أوكسينية ضعيفة التأثير ، أو منخفضة النشاط الفسيولوجى ، وهى مجموعة الأوكسينات الضعيفة ، يعتبرها البعض تابعة لمضادات الأوكسين ، بينما يتشكك آخرون فى ذلك .

ويرى المتشككون ، أن هذه الأوكسينات الضعيفة ، ترتبط مع مراكز النشاط، فى نقط الإرتكاز اللازمة ؛ سواء كانت نقطتين أو ثلاث نقاط ، على إختلاف نظريات تفسير عمل الأوكسين . وبالتالى فإنها تؤدى دورها الفسيولوجى ، فى تنشيط النمو . إلا أن تأثيرها المنشط ضعيف . وفى نفس الوقت ، فإن مراكز الإتصال بالخلية إذا تم إرتباطها مع الأوكسين الضعيف ، لا يستطيع الأوكسين الأكثر فعالية أن يرتبط بها، حيث سبقه إليها الأوكسين الضعيف الأثر ، كما لا يستطيع أن يزيحه عنها :

ومن الأمثلة الواضحة للأوكسينات الضعيفة ، التى يعتبرها البعض مضادات للأوكسين مركب Phenyl butyric acid

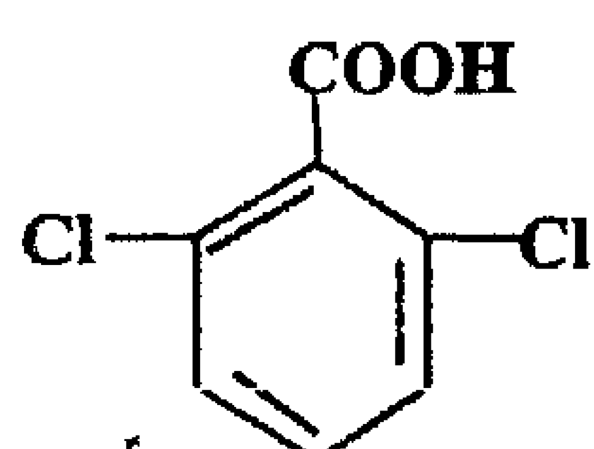


Phenyl butric acid

هذا وقد فسر البعض ضعف نشاط هذا الأوكسين إلى طول سلسلته الجانبية .

نقد فكرة مضادات الأوكسينات وأسبابها

ويتجه بعض الباحثين لنقد فكرة مضادات الأوكسينات للأسباب الآتية :



١- إن العديد من المركبات التي يُتوقع أن يكون لها صفة مضادات الأوكسين ، لا تظهر هذا الأثر . ومن أمثلة ذلك ، مركب 2,4 Dichloro benzoic acid . فالمركب له تأثير الأوكسينات الفعال ، مخالفاً بذلك الأساس الذي إعتمدت عليه فكرة مضادات الأوكسينات ، وهي نقط الإرتكاز الثلاث . ويمكن الرد على ذلك ، بأن الأثر الأوكسيني للمركب يمكن أن يفسر طبقاً لنظرية الإلكترونات السابق بيانها .

٢- تعطي تجارب تنشيط الجذور بفعل مضادات الأوكسين ، تعطي أحياناً تأثير موازي للأوكسين ؛ من حيث درجة الإعاقة ، حيث أن كلا المركبين له تأثير مشابه على قابلية جدر الخلايا للتمدد والإستطالة .

٣- مركب 2.6 dichloro phenoxy acetic acid ، وهو مضاد أوكسين ، يمكن تحويله ، وبسهولة ، إلى أوكسين ، بإحداث الإستبدال على سلسلته الجانبية ، ويشابه في تأثيره مع مركب 2,4 . D .

وعلى العموم فللحديث بقية ، نستكمله عند مناقشة مثبطات النمو growth inhibitors .

الفصل العشرون

التأثيرات الفسيولوجية للأوكسين

Physislogical Effects of Auxins (Mode of Action)

- إستطالة الخلايا .
- تكشف وتمايز الأنسجة .
- دفع تكوين الجذور العرضية .
- السيادة القمية .
- النسبة الجنسية .
- دفع تكوين الثمار اللابذرية .
- الحركة والإحساس فى النبات .
- الإنتحاء الأرضى .
- المعايشة .
- التطعيم .
- سمك الساق .
- إستطالة الجذر .
- إستطالة الورقة .
- الدفع للإزهار .
- نمو وتطور وتكوين الثمار .
- التساقط .
- الإنتحاء الضوئى .
- الإنتحاء اللمسى .
- تكوين الكالوس .
- علاج الجروح .

الفصل العشرون

التأثيرات الفسيولوجية للأوكسين

Physislogical Effects of Auxins (Mode of Action)

يؤثر الأوكسين على واحد ، أو أكثر ، من سلسلة العمليات الفسيولوجية والكيموحيوية الآتية :

أولاً : إستطالة الخلايا Stem elongation

إن إستطالة الخلايا هى واحدة ، فقط ، من التأثيرات الفسيولوجية المتعددة للأوكسين ، حيث يسبب المرستيم القمى إستطالته ونموه من خلال إنقسام خلاياه ، وزيادة عددها ، مصحوبا ، غالباً ، بإستطالتها . وينتج عن ذلك ، زيادة حجم الساق ، زيادة غير عكسية ، مصحوباً غالباً – وليس دائما – بزيادة فى الوزن الجاف ؛ وهو ما يعرف بنمو الساق . وإنقسام الخلايا وإستطالتها عمليتان فسيولوجيتان هامتان ، فى نظام النمو المفتوح ، التى تتميز بها النباتات الوعائية .

فالمرستيم القمى للساق ، هو المسئول عن زيادته فى الطول ، وهو الذى يملك إمكانية تكوين البراعم ، والأوراق ، و الأزهار ، ويمكن مشاهدة بداياتها فى المراحل الأولى للنشأة . وهذه البدايات رغم نشأتها من مرستيم قمى واحد ، فهى قادرة على تكوين أنواع مختلفة من الأعضاء النباتية ، وتحديد تخصصها الفسيولوجى والمورفولوجى ، رغم تماثل أصولها فى التركيب الوراثى ، من خلال مجموعة عمليات مترابطة ، فى مراحل التكشف Diffrentiation ، حيث تزداد الخلايا المشتقة ، فى الحجم ، تدريجياً ، وتتمايز بدرجات تكشف مختلفة ، تبعا لنوع النسيج النباتى المتكون وموقعه . ويؤثر فى كلا العمليتين – الإنقسام والإستطالة – وجود الأوكسين بدرجة مباشرة . فالمرستيم القى هو مصدر الأوكسين .

ويرى البعض ، أن تأثير الأوكسين يكون محصوراً ، فقط ، فى التأثير على زيادة حجم العصير الخلوى ، وإتساع الفجوة العُصارية ، أى إستطالة الخلايا ، بينما يكون تأثيره على معدل إنقسام الخلايا المرستيمية محدوداً للغاية . بينما يرى آخرون ، أن الأوكسين يشترك فى ذلك مع الجبريللين ، رغم إختلاف ميكانيكية تأثير كل منهما .

وتتميز المرستيمات القمية للسوق بالانقسام الخلوى المستمر ، وإنشاء الأنسجة الإبتدائية ، فهى تضم جميع البدايات الخلوية ، ومشتقاتها المباشرة ، وهى عادة ، تنقسم مرة واحدة ، أو أكثر ، قبل تكشفها إلى خلايا وأنسجة جديدة ، فإذا كان النمو من الناحية المورفولوجية عبارة عن زيادة فى الحجم ، فإن مقدار هذا الحجم يكون عند الحد الأدنى فى منطقة القمة النامية ، أى فى المنطقة الطرفية التى تعلو أحدث بداية ورقية Primordium ، بينما يكون أكثر وضوحاً فى المشتقات الخلوية البعيدة عنها . حيث تشاهد البدايات الورقية مرئية فى صورة نتوءات جانبية متدرجة فى الحجم ، والتكشف ، حول جوانب المرستيم القمى . وقد وجد أن هذه الزيادة الحجمية تتناسب طردياً مع تركيز الأوكسين .

ففى الدراسات التى أجريت على تأثير الأوكسين ، على غمد ورقة الشوفان ، وهو تركيب أسطوانى مجوف ، أخضر اللون ، وجد أن تأثير الأوكسين على إنقسام خلاياه ، غير واضح تماماً ، رغم أن مصدر تخليق الأوكسين فى قمته . وأن هذه القمة تزداد فى النمو ، خلال المراحل الأولى للنمو ، بزيادة عدد الخلايا الناتجة عن الإنقسام ، وليس بالاستطالة .

وقد وجد أن عملية الإنقسام فى خلايا الغمد ، تتوقف عندما يبلغ طوله حوالى ١ سم . وعند هذا الحد ، تبدأ الخلايا فى الإستطالة فقط – دون إنقسام واضح – حتى يصل طول الغمد لحوالى ٤ – ٦ سم . كما وجد ، أن إزالة قمة غمد الريشة – وهى مصدر الأوكسين – لا توقف عملية الإنقسام ، ولكن توقف عملية الإستطالة . كما أن معاملة غمد المرستيم ، بعد إزالة قمته ، بالأوكسين الخارجى ، تؤدى إلى معاودة نموه من جديد . ولا يظهر هذا السلوك إلا بإزالة قمة الغمد ؛ وهى مصدر

الأوكسين . وأن هذا النمو الطولى يتناسب ، طردياً ، مع درجة تركيز الأوكسين المضاف ، فى حدود الدرجة المثلى اللازمة لنموه . كما لوحظ ، أيضا ، أن زيادة الخلايا فى الطول ، نتيجة المعاملة بالأوكسين الخارجى ، كانت مصحوبة دائماً بزيادة حجم العصير الخلوى ، وكمية الماء الممتص .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن سوق النباتات ، تسلك سلوك غمد ورقة الشوفان ، فى وجود ، أو عدم وجود ، القمة النامية . فعند معاملة ساق البسلة المنزوع منها القمة النامية (أى عند إزالة المصدر الطبيعى للأوكسين) بالأوكسين الخارجى إستجابت ، فوراً ، للمعاملة ، بزيادة إستطالتها . وكلما زاد تركيز الأوكسين المستخدم زاد معدل الإستطالة . كما وجد أن السلاميات القريبة من القمة ، فى ساق البسلة ، كانت تحتوى على أكبر تركيز من الأوكسين ، وهى التى أظهرت معدل النمو الأقصى ، وإتجه الطول ، بعد ذلك ، نحو القصر ، نظراً لتناقص تركيز الأوكسين ، كلما إتجهنا نحو قاعدة الساق .

ولما كانت المرستيمات القمية هى مصدر تخليق الأوكسين وتكوينه ، فكيف تؤثر اذن على استطالة الخلايا ، رغم تنوع شكل ، وحجم المرستيمات القمية ، ودرجة نشاطها ، فى النباتات الزهرية ، خلال مراحل نموه ، من طور البادرة ، حتى تكوين الأزهار ؟

ففى كثير من النباتات ، يكون المرستيم القمى على شكل قبة ، وقد يكون مستوياً أو محدباً قليلاً ، أو مخروطياً بشكل متطاول ، كما يختلف قطره فى ذوات الفلقة الواحدة عن ذوات الفلقتين . فقطرة فى معظم النجيليات حوالى ٩٠ ميكرون ، بينما يتراوح قطره فى معظم نباتات ذات الفلقتين بين ١٣٠ – ٢٠٠ ميكرون ، وقد يصل إلى ٥٠٠ ميكرون فى بعض أنواع النخيل . وفى الصبارات قد يصل إلى ٩٠٠ ميكرون .

كما أن المرستيم الأول promeristem ، فى طرف المرستيم القمى ، يتكون من خلايا مرستيمية متشابهة ، دقيقة الحجم ، وكثيفة السيتوبلازم النشط ، رقيقة الجدر ، كبيرة النواة المركزية ، والمسافات البنية بينها دقيقة للغاية ، فكيف يتحكم

الأوكسين فى إستطالة مثل هذه الخلايا ، خاصة قد ثبت عدم تأثيرة على معدل الإنقسام ؟ . وإذا كانت آلية التحكم فى الإستطالة تتم عن طريق زيادة حجم العصير الخلوى ، وإمتصاص الماء ، فهى إذن آليات يتحكم فيها مواد هرمونية أخرى ، خلاف الأوكسين ، وليست قاصرة عليه فقط . ويبدو أن الإستطالة يتحكم فيها آليات مختلفة، يلعب فيها أى من الأوكسين والجبريللين ، أو كلاهما معاً ، دورا ما . ويؤيد ذلك ، وجود المرستيمات البينية intercalary meristems بين الأنسجة الدائمة فى مراحل مختلفة من التكشف ، وهى مناطق مرستيمية إبتدائية ، مشتقة من المرستيم القمى للساق ، وغير منتجة للأوكسين ، وتسلك ، تماماً ، سلوك ، أغماد الأوراق ، والسوق المعاملة بالأوكسين .

***ثانياً* : سمك الساق Strem thickness.**

أ- ذوات الفلقتين :

من الشائع فى النباتات الحولية ، وثنائية الحول ، العشبية ، من ذوات الفلقتين ، أن ساق النباتات وأفرعها تزداد فى السمك ، نتيجة تكوين أنسجة وعائية ثانوية ، خلال مرحلة النمو الخضرى ، تعرف بالنمو الثانوى . وهو ناتج عن نشاط مرستيم جانبى lateral meristem ، وهى مرستيمات توجد بعيدة عن قمم السوق والجذور ، وتترتب بشكل أشرطة ، أو اسطوانة ، رفيعة ، من صف واحد من الخلايا ، موازية للسطح الخارجى للساق . ولعل أهم هذه المرستيمات الجانبية ، المسببة لزيادة الساق فى السمك ، هى خلايا نسيج الكامبيوم الوعائى ، والكامبيوم الفلبينى ، المنتشران فى سوق وجذور معظم ذوات الفلقتين . ويبدأ الكامبيوم الوعائى نشاطه قبل توقف الأنسجة الابتدائية عن النمو ، وتقف هذه الزيادة عند الإنتقال إلى مرحلة التكاثر . وفى مثل هذه النباتات العشبية ، تكون فترة نشاط الكامبيوم الوعائى قصيرة ، ومرتبطة بالنمو الخضرى . أما فى الأنواع الخشبية ، يكون موسيميا عادة ، حيث يبدأ فى الساق مع نشاط النمو الخضرى فى الربيع ، ثم يتوقف فى الشتاء ، حيث ينخفض تركيز الأوكسين . وبذلك يصبح الكامبيوم الوعائى فى حالة خمول ، وقد يتكون بعض عناصر الخشب . ويتكرر هذا النشاط والتوقف سنويا ، طول حياة النبات ، ولو لمئات

السنين . وينتج عن النشاط الموسمى للكامبيوم تكوين أنسجة وعائية ثانوية ، فى شكل حلقات نمو ، يُزيد من قطر الساق ، ونمو النبات فى السمك سنوياً . وتعبّر كل حلقة من حلقات النمو ، عن مقدار الخشب واللحاء الثانويين ، المتكونين خلال فصل النمو والنشاط ، فى العام الواحد . ولهذا ، يدل عدد الحلقات ، على عمر الساق ، بمعدل حلقة واحدة ، لكل عام ، فى أشجار المناطق المعتدلة . ويتوقف نشاط الكامبيوم فى الأشجار خلال فصل الشتاء ، نتيجة إنخفاض درجة الحرارة ، مع قصر فترة الإضاءة . وخلال هذه الفترة الساكنة ، يتم نضج خلايا نسيج الخشب واللحاء الثانويان ، حديثا التكشف ، قريبا من بداءاتها ، وقد لا يبقى سوى صف واحد من الكامبيوم ، بين الخشب واللحاء الثانويين . ومن الجدير بالذكر ، أن فترة نشاط ، أو حياة ، الكامبيوم فى الأوراق ، والنورات ، لا تتجاوز بضع أيام ، أو أسابيع ، تتحول بعدها خلاياه إلى أنسجة وعائية .

وكان Snow(1935) هو أول من أشار إلى أن الأوكسين هو المسئول عن نشاط الكامبيوم الوعائى ، وزيادة نمو الساق فى السمك . ففى تجاربه على سوق عباد الشمس ، لاحظ عدم تكون الكامبيوم الوعائى عند إزالة القمة النامية لساق عباد الشمس ، وظلت الأنسجة فى الساق إبتدائية ، ولم تزداد فى السمك . بينما عاود الكامبيوم الوعائى نشاطه ، واستأنف النمو الثانوى نشاطه ، من جديد ، عند معاملة الساق المقطوع القمة بالأوكسين الخارجى ، حيث تكونت إسطوانة كاملة ، متصلة من الكامبيوم الوعائى ، إتصل فيها الكامبيوم الحزمى بالكامبيوم بين الحزمى . وكان نتيجة نشاطها ، تكوين نمو ثانوى ، تميّز إلى خشب ثانوى للداخل ، ولحاء ثانوى للخارج ، زاد الساق معها ، وبسرعة فى القطر . ثم أصبح من المؤكد أن نشاط الكامبيوم الوعائى يعزى إلى إنتقال الأوكسينات ، من القمة النامية إلى الخلايا الواقعة تحت مستوى القمة .

هذا . . وقد اختلف الباحثين عما إذا كانت البدايات الخلوية المغزلية الشكل Fusiform initials هى الأكثر تأثراً بوجود الأوكسين ، أم بدايات الأشعة Ray initials ، وهما المكونّان الرئيسيان للكامبيوم الوعائى . فالأولى ينشأ ويتكشف عن إنقسامها جميع خلايا الخشب واللحاء الثانويين ، والتى يكون محورها الطويل مواز

لمحور العضو النباتي الذى توجد به . بينما ينشأ ويتكشف عن الثانية الأشعة الوعائية ، وهى خلايا بارنكمية ، تمتد أفقياً ، فى نسيج الخشب واللحاء الثانويين ، وهى خلايا ذات فجوات عصارية كبيرة ، وجدرها رقيقة ، ذات رقعات نقرية إبتدائية ، يتأثر حجم العصير الخلوى بها ، بدرجة كبيرة ، بتركيز الأوكسين .

ب- ذوات الفلقة الواحدة

يتركب جسم النبات فى ذوات الفلقة الواحدة من أنسجة ابتدائية فقط . ولا يحدث النمو الثانوى فيها عادة . إلا أن بعض أجناس ذوات الفلقة الواحدة ؛ مثل الدراسينا ، قد يحدث فيها نمو ثانوى ، من نوع خاص ، يسبب زيادة سمك الساق . ويرجع ذلك لتكوين طبقة كامبيوم بدائية من الخلايا البارنكيمية خارج منطقة الحزم الوعائية الإبتدائية . وهى خلايا تختلف فى الشكل والتركيب ، بإختلاف النوع النباتى ، تشترك معا لتكوين اسطوانة من حزم وعائية ، ثانوية ، مطمورة فى نسيج ضام connective tissues من خلايا بارنكيمية . وقد وجد أن الأوكسين ضرورى لنشاط هذا النوع من الكامبيوم ؛ الذى يتولد عنه مقدار ضئيل من خلايا بارنكيمية إلى الخارج ، وحزم وعائية ثانوية ، مركزية اللحاء .

ثالثاً : تكشف وتمايز الأنسجة Tissues Differantiation

أ- النباتات العشبية

يؤدى وجود الأوكسين إلى نشاط أنسجة الكامبيوم الوعائى ، فى النباتات العشبية ، ذوات الفلقتين ، كما ذكرنا ، ويحدث نتيجة ذلك ، النمو الثانوى ؛ المتمثل فى تكشف نسيجى الخشب الثانوى إلى الداخل ، واللحاء الثانوى إلى الخارج ، فيزداد معه سمك الساق . وقد وجد أن إزالة مصدر تكوين الأوكسين (البراعم الطرفية والجانبية) من أحد أغصان نبات الحور *Popululus robusta* ، أدى إلى إيقاف نشاط الكامبيوم الوعائى . بينما عاود الكامبيوم نشاطه ، من جديد ، بعد معاملة هذا الغصن ، من الخارج ، بإندول حمض الخليك . وقد وجد أن النسبة بين مشتقات الكامبيوم الوعائية تختلف ، وتتمايز ، بإختلاف درجة تركيز الأوكسين . كما وجد أن الجبريلين يلعب دوراً هاماً ، فى هذا الشأن ، بالاشتراك مع الأوكسين . فقد دلت الأبحاث ، أن إضافة

الأوكسين ، أدى إلى تكشف نسيج خشب ثانوى ، بمعدل أكبر من ، نسبة اللحاء الثانوى . بينما إضافة الجبريلين أدى إلى تكشف نسبة أكبر من اللحاء الثانوى ، وعدد محدود جداً من أوعية الخشب . ويرى الكثيرون ، أن التوازن الهرمونى بين الأوكسينات والجبريلينات ، أو النسبة بينهما ، تلعب دوراً هاماً فى تنظيم النسبة بين العناصر الوعائية الثانوية ، الناتجة عن تكشف ونشاط الكامبيوم الوعائى ، وأن النسبة بينهما يحددها النسبة بين الأوكسينات والجبريلينات ، داخل أنسجة النبات .

كما وجد أن قطر عناصر الخشب يعتمد ، أيضاً ، على تركيز الأوكسين . ففى نباتات النهار الطويل ؛ حيث يكون تركيز الأوكسين مرتفعاً ، يكون فيها الخشب ذو عناصر أكثر إتساعاً ، من عناصر حشب نباتات النهار القصير ، حيث يكون أوعية الخشب فيها ضيقة للغاية .

ب- النباتات المعمرة :

فى موسم النشاط النمو ، خلال فصل الربيع ، يتكشف البراعم ، وتنفتح ، وتظهر الأوراق ، وهى مصادر تخليق الأوكسين ، فيزداد درجة تركيزه ، ويظهر أثره الفسيولوجى فى إستعادة الكامبيوم الوعائى لنشاطه . وتتناسب درجة هذا النشاط مع درجة تركيز الأوكسين ، ويتولد عنها الأنسجة الوعائية الثانوية ، مكونّة حلقة من حلقات النمو ، فى مثل هذه الأشجار . وقد وجد أن عدد الخلايا الناتجة عن نشاط الكامبيوم الوعائى ، يتناسب ، طردياً ، مع عدد البراعم النامية على الغصن النباتى ؛ أى درجة تركيز الأوكسين المتكون ، وهو ما يلاحظ من ظهور الزيادة فى تركيز الأوكسين عند الجزء العلوى من الشجرة ، حيث ينتقل قطبياً ، إلى قاعدة الغصن ، دافعاً الكامبيوم الوعائى لإستعادة نشاطه . وقد وجد أن حلقات النمو السنوية فى الأشجار تتباين ، بإختلاف تركيز ، ونشاط ، الأوكسين . فهى واضحة فى أشجار المناطق المعتدلة ، وغير واضحة ، تماما ، فى أخشاب أشجار المناطق الحارة ، والتى تتميز بحدوث النمو طول العام ، وبصفة مستمرة . وقد تظهر حلقات النمو ، أحياناً ، فى أخشاب المناطق الحارة ، مشيرة إلى حدوث تغيرات مناخية ، تؤثر على حجم عناصر أنسجة الخشب الوعائية ، وتؤثر ، بدرجة أو بأخرى ، على تركيز الأوكسين .

وتتركب الحلقة السنوية الواحدة ، عادة ، من نوعين من الخشب هما : **الخشب المبكر Early wood** : ويعرف بخشب الربيع ؛ أى الذى يتكون خلال فصل الربيع ، حيث نشاط الأوكسين ، **والخشب المتأخر Late wood** ؛ أى الذى يتكون عند نهاية موسم النمو ، ويعرف بخشب الصيف ، حيث إنخفاض تركيز الأوكسين . ويؤثر تركيز الأوكسين على شكل وتركيب الخشب المبكر عن الخشب المتأخر . فتركيز الأوكسين ، فى الربيع ، أكبر منه فى الصيف . وينعكس ذلك على نشاط الكامبيوم الوعائى ، و ظهور خشب الربيع بالشكل الأفتح لونا ، عن خشب الصيف ، لإتساع تجاويف عناصره الوعائية ، وقلة سمك جدر عناصره .

ونظراً لإنخفاض تركيز الأوكسين تدريجياً ، بدء من الربيع فى إتجاه الصيف والخريف ، فإن التدرج فى قطر العناصر الناقلة ، يبدو ظاهراً فى حلقة النمو ، بدرجة يصعب معها ، أحياناً ، الفصل بين كل من الخشب المبكر ، والخشب المتأخر ، فى الحلقة الواحدة . غير أن هناك تمايز ، واضح ، بين الخشب المتأخر ، فى موسم نمو ، والخشب المبكر ، فى الموسم الذى يليه ، وتظهر حدود كل منهما واضحة ، حيث يمتنع ، أو يتوقف ، تخليق الأوكسين فى الشتاء ، التساقط الأوراق وسكون البراعم ، وهى مصادر الأوكسين . ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن تركيز الأوكسين يلعب دوراً هاماً فى النسبة بين عناصر الخشب الرخو Sap wood والخشب الصميمى Hard wood فى أشجار المناطق المعتدلة . ففى وجود الأوكسين ، تزداد النسبة بينهما ، بينما تقل هذه النسبة ، فى عدم وجود الأوكسين ، أو انخفاض تركيزه .

ويتركب الخشب الرخو ، أو العصارى ، من عناصر وعائية ناقلة ، وخلايا بارنكيما الخشب ، وهى خلايا حية . ويقوم الخشب الرخو بوظيفته المنوطة به ، وهى نقل العصارة ، داخل جسم النبات ؛ وهى عملية فسيولوجية ، نشطة فى وجود الأوكسين . وإختفاء الأوكسين ، أو إنخفاض تركيزه ، يفقد الخشب وظيفته ، ويتوقف عن نقل العصارة ، وتنخفض نسبة الرطوبة به ، ويصبح تركيبه عناصر ناقلة ، وخلايا غير حية ، ويفقد منه المواد الغذائية المدخرة ، وكثيراً ما يترسب فيه مواد خاملة ؛ مثل الراتنجات ، والدباغيات ، والزيوت ، والأصباغ ، وهى تصبغه باللون الداكن .

ويكمن مشاهدة هذه التغيرات ، بوضوح ، فى القطاعات العرضية لسوق الأشجار ، حيث تتميز بها منطقتان ، أحدهما خارجية فاتحة اللون ، تمثل الخشب الرخو ، والأخرى داخلية داكنة اللون ، تمثل الخشب الصميمى . ومن الطبيعى أن يتحول الأول إلى الثانى ، تدريجياً ، بتقدم عمر الشجرة ، وإنخفاض تركيز الأوكسين . وخلال فترة التحول ، تموت الخلايا الحية . وتتشرب جدر خلايا أنسجة الخشب بالمواد العضوية الخاملة ، السابق الإشارة إليها ، وقد تنفذ إلى تجاويفه ، فيتوقف الخشب عن أداء وظيفته الفسيولوجية المنوط بها . ويساعد فى ذلك تكوين التيلوزات Tyloses نتيجة إمتداد جدر خلايا بارنكيما الخشب المجاورة لأى من العناصر الناقلة ، فتدخل إلى تجاويفها ، عبر أغشية النقر ، المنتشرة فى جدر هذه الأوعية ، حيث تنتقل نواة الخلية البارنكمية ، وبعض سيتوبلازمها إلى التيلوزة .

وكما تختلف نسبة الخشب الرخو إلى الخشب الصميمى بإختلاف درجة تركيز الأوكسين ، فإن الفترة التى يتحول فيها الخشب الرخو إلى خشب صميمى ، تختلف بإختلاف درجة تركيز الأوكسين ، ودرجة نشاطه الفسيولوجى ، وتبعا لعمر النبات ، وفصل نموه ، ونوعه النباتى . ففى جنس الصفصاف ، والحور ، والتنوب ، حيث يرتفع فيه نشاط الأوكسين ، لا يتميز الخشب الصميمى . بينما يكون الخشب الرخو ، فى شجرة الجراد ، والتوت ، رفيعاً لإنخفاض نشاط وتركيز الأوكسين بهما . أما فى الزان ، ولسان العصفور ، يكون الخشب الرخو سميكاً لزيدة النشاط الأوكسينى بهما.

وتشير بعض الأبحاث ، أن أخشاب بعض النباتات ، قد تحتوى على غدد صمغية ، كما فى ذوات الفلقتين ، أو قنوات راتنجية ؛ كما فى الصنوبريات ، بالإضافة إلى ما قد تحتويه على زيوت ، ومواد مخاطية ، تختلف نسبتها – أيضاً – بإختلاف درجة تركيز الأوكسين ونشاطه .

جـ– الكامبيوم الفلينى (Phellogen (Cork cambium

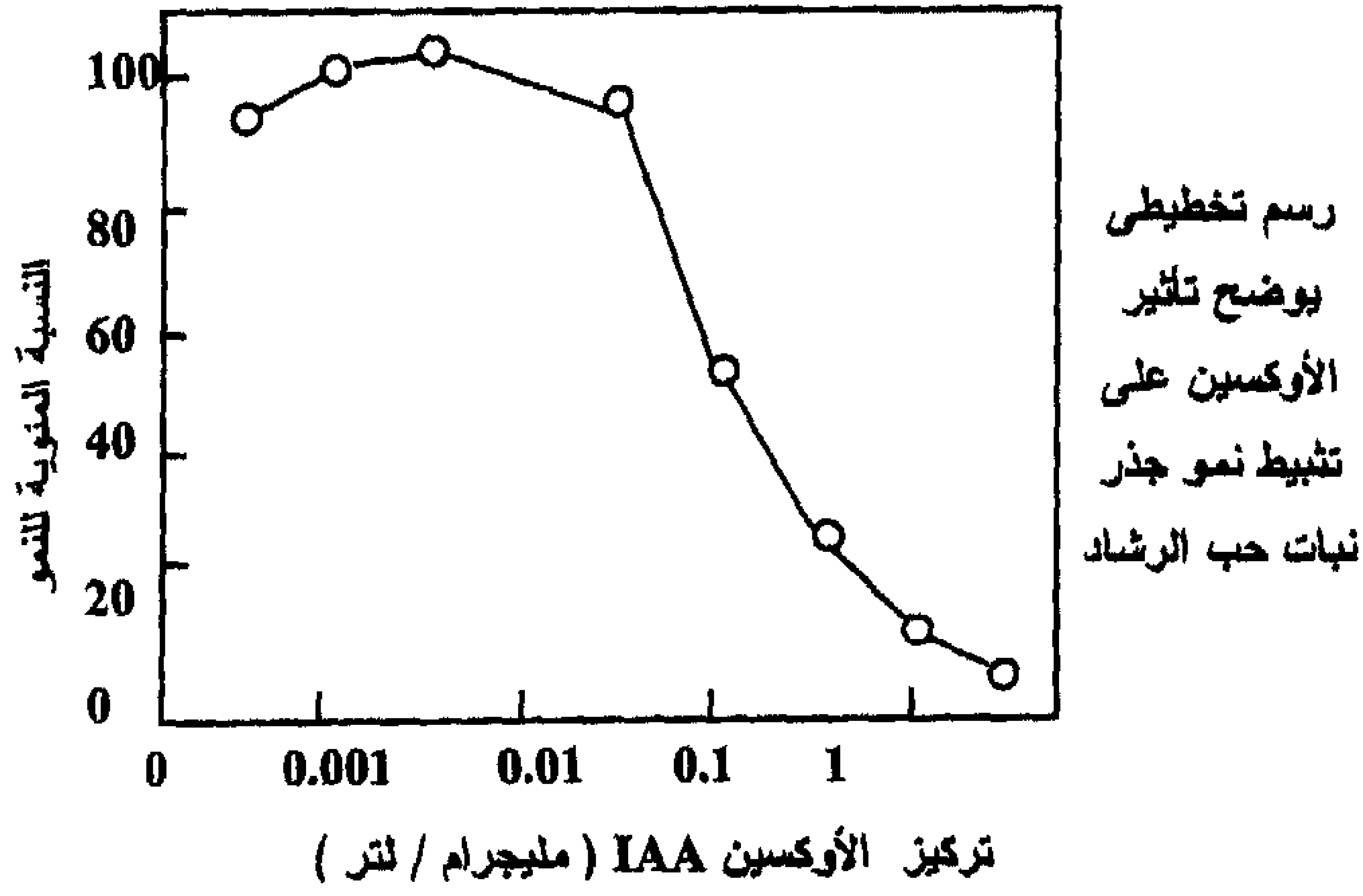
الكامبيوم الفلينى هو مرستيم جانبى ، ووظيفتة تكوين نسيج البريديرم Priderm ، وهو نسيج ثانوى ، واق ، يقوم بحماية أنسجة النبات الداخلية ، من

عوامل البيئة المحيطة ، وفقد الماء ، بعد تمزق البشرة ، نتيجة النمو الثانوى ، فى سوق وجذور ذوات الفلقتين ، وقليل من ذوات الفلقة الواحدة . وينشأ هذا المرستيم من خلايا حية بالغة ، فى منطقة القشرة بالساق ، غالباً ، حيث تعاود قدرتها على الإنقسام . ويحدث هذا النشاط المرستيمى بالساق ، فى خلايا القشرة ، لأى من طبقاتها ، بإختلاف النوع النباتى ، وبالجذر من الطبقة المحيطة Pricycle ؛ حيث تتحول إلى خلايا مرستيمية ، من نوع واحد ، مكونة طبقة منشئة ، من صف من الخلايا المنبسطة الشكل فى القطاع العرضى ، متعددة الأضلاع ، بشكل مستطيل فى القطاع المماسى ، وقد تكون متساوية الأقطار ، ذات مسافات بينية ضيقة . والخلايا رقيقة الجدر ، ذات فجوات مختلفة الإتساع ، وقد تحتوى على نشا ، ودباغيات ، وبلاستيدات خضراء .

وتنقسم خلايا الكامبيوم الفلينى ، عدة انقسامات ، مماسية متتالية ، وبعض الإنقسامات القطرية ، التى تزيد عدد خلاياه ، لكى يتمكن من مسايرة الزيادة فى محيط الساق . وينتج عن الإنقسامات المماسية خلايا الفلين ، نحو الخارج ، وخلايا قشرة ثانوية ، نحو الداخل ، وكلاهما يترتب فى صفوف قطرية مميزة . وقد دلت تجارب مزارع الأنسجة أن تمايز مشتقات الكامبيوم الفلينى ، ونشاطه الفسيولوجى ، تحكمه الهرمونات ، وخاصة درجة التركيز ، و النسبة بين كل من الأوكسينات ، والجبريلينيات ، والسيتوكينيات . ورغم ، أن أى منهما ، يحفز من إنقسام الكامبيوم الفلينى ، بدرجة أو بأخرى ، إلا أن نسبة تمايز المشتقات الخلوية ، وصفاتها التركيبية ، يحددها النسبة بين هذه الهرمونات ، وبعضها البعض ، وهى تختلف بإختلاف النباتات .

رابعًا : إستطالة الجذر Root elongation

وعلى خلاف الساق ، لا يوجد ما يؤكد أن قمة الجذر تنتج أوكسينات . فقد وجد أن إزالة قمة الجذر لا تمنع إستطالته ، ولا تثبط نموه ، بل على العكس ، تماماً ، يزداد معدل إستطالته . فالتركيز الأمثل اللازم لنمو الساق ، يعتبر تركيزاً مثبطاً لنمو الجذر (راجع العلاقة بين العضو النباتى وتركيز الأوكسين) . ويوضح الشكل التالى تأثير الأوكسين على تنشيط أو تثبيط إستطالة الجذر فى نبات حب الرشاد .



رسم تخطيطى يوضح تأثير الأوكسين على تثبيط نمو جذر نبات حب الرشاد

وقد دللت الأبحاث على أن الجذور تستمد إحتياجاتها ، الضعيفة ، من الأوكسين من الساق ، وأن قاعدة الجذر تحتوى على قدر أكبر من الأوكسين ، ويقل هذا التركيز ، تدريجياً ، كلما إتجهنا نحو قمته . وينعكس ذلك على معدل نمو ، وإستطالة ، خلايا الجذر ، بمناطقه المختلفة . ففى حدود الدرجة المثلى اللازمة لنمو خلايا الجذر – وهى أقل بكثير مما فى حالة السوق والأفرع الجانبية – كلما زاد تركيز الأوكسين ، كلما زاد معدل النمو ، وتستمر تلك العلاقة حتى الدرجة المثلى ، و التى بعدها ينخفض معدل النمو ، كلما زاد تركيز الأوكسين بعد هذه الدرجة . ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن الجذور الجانبية ، الناشئة عن الجذر الأصلى ، تتميز بالتعاقب القمى Accropetal succession ، على عكس التعاقب القاعدى بالساق . بمعنى ، أن أطول الجذور الجانبية ، هى التى تقع بالقرب من القاعدة ، وهى أكبرها عمراً ، ويقل الطول كلما إتجهنا نحو القمة ، حيث يقع أحدثها وأقصرها ، على عكس الساق . وهى ، أيضا ، ذات علاقة بتركيز الأوكسين ، وأثره على نمو الأعضاء النباتية المختلفة . وبالرغم من ذلك ، فإن معدل تعاقب النمو فى الجذور ، تكون فى الإتجاه العكسى ؛ حيث تنمو خلايا قمة الجذر ، وهى أقل إحتواءً على الأوكسين ، بدرجة أكبر من خلايا قاعدة الجذر ، وهى أكثر إحتواء للأوكسين . ويتدرج هذا المعدل ، تدريجياً ، من القمة إلى القاعدة ، رغم إحتواء القمة ، كما ذكرنا ، على تركيز أوكسينى أقل من القاعدة . أى أن التركيز المنخفض من الأوكسين يحفز من نمو ، ونشاط ، خلايا

الجذر، بينما يثبط التركيز المرتفع من ذلك . على عكس الساق ، والتى يكون التركيز الأمثل اللازم لنموها أكبر بكثير ، مما هو عليه الحال مع الجذر . فقد وجد مثلاً أن زيادة تركيز الأوكسين عن ٠,٠٠١ مجم / لتر يثبط من نمو خلايا الجذر ، فى حين ينشط من نمو خلايا الساق . وأن معدل التثبيط ، أو الإعاقة ، يتناسب ، طردياً ، مع زيادة تركيز الأوكسين ، عن هذا الحد ، فى الجذور .

خامساً : دفع تكوين الجذور العرضية Initiation of Adventitions Root

فى ذوات الفلقة الواحدة لا يعيش الجذر الابتدائى طويلاً ، ويقوم بوظائفه جذوراً عرضية ، تنشأ ، غالباً ، من بدايات جذرية فى الجنين ، تعرف بالجذور البذرية العرضية ، Seminal adventitions root ثم تتميز على العقد السفلى المتقاربة للساق ، تحت سطح التربة .

أما فى ذوات الفلقتين ، فإن الجذور العرضية ، تنشأ ، أيضا ، من أصول جذرية ، توجد عند عقد وسلاميات السوق الهوائية ، أو الأرضية ، لبعض النباتات ، أو مصاحبة للبراعم العرضية ، على الأوراق ، كما تنشأ على العقل الساقية ، لكثير من النباتات التى تتكاثر خضرياً ، بالعقل ، أو فى مزارع الأنسجة النباتية .

وقد وجد أن الأصول الجذرية للجذور العرضية ، تبقى كامنة ، حتى توافر الظروف البيئية الملائمة لتكشفها ونموها . وهى عادة جذور متفرعة ، بدرجة كبيرة، ونادراً ما تكون عديمة التفريع ، تأخذ أشكالاً عدة ، وتحورات مختلفة ، تختلف بإختلاف الأنواع النباتية . ومن أمثلتها الجذور المساعدة Prop root ، كما فى الذرة و القصب ، والقائمة Piller كما فى التين البنغالى والشورى *Ficus bengalansis* and *Rhisophora mangle* ، والتسلقية climbing كما فى حبل المساكين *Hedera helix* والتنفسية *Respriatory* كما فى شجرة المستنقعات المعروفة بإسم *Taxodium sp* .

وقد تكوّن الجذور العرضية جذوراً هوائية ؛ كما فى النباتات الإستوائية المعلقة Tropical epiphytes كالأوركيدات ، أو شادة متقلصة Contractile roots ، أو بشكل ممصات Haustoria ، كما فى جنس الحامول *Cuscuta* وجنس الهالوك *Orobanche* (راجع للمؤلف وآخرين موروفولوجيا النباتات الزهرية) .

ويلعب إنقسام الخلايا دوراً هاماً فى عملية تكوين الجذور على العقل النباتية. وقد فسر العديد من الباحثين هذه العملية ، على أنها نتيجة ، وليس سبباً ، لتجميع وتراكم مواد معينة فى قاعدة العقلة . وأن هذه المواد تتكون فى الأوراق والبراعم ، وخاصة النشطة منها ، وأنها تنتقل قطبياً ، خلال أنسجة اللحاء ، ولها القدرة على تنشيط إنقسام الخلايا ، وهى من المشاهدات الأولية على حركة الهرمون المنشط لتكوين الجذور IAA . وقد ثبت فى بعض الحالات ، أن بعض المركبات النتروجينية مثل النترات ، والأمونيا ، وبعض الأحماض الأمينية ؛ مثل الأرجنيين ، وبعض الأميدات ، مثل الأسباراجين ، لها تأثير منشط أيضا فى تكوين الجذور ، ومع ذلك ظل تأثير الأوكسين هو العامل الأساسى لتكوين الجذور .

وقد إستخدمت ، وإستغلت ، هذه الظواهر فى الإكثار الخضرى ، بالعقلة ، لكثير من النباتات العشبية و الخشبية . وهذه الملاحظات ، دعت إلى الإعتقاد ، بأن الأوكسينات المخلقة طبيعياً فى البراعم القمية ، والأوراق الحديثة ، للعقل المستخدمة ، تنتقل قاعديا أى قطبياً ، إلى الأجزاء السفلى من العقل الساقية ، فيزيد تركيز الأوكسين. و ينشأ عن ذلك ، دفع تكوين الجذور العرضية ، عند قواعد العقل .وقد تأكد ذلك من عدم إمكانية تكوين الجذور العرضية عند إزالة البراعم الجانبية ، من العقل المستخدمة . أى عند إزالة مصدر تكوين الأوكسين . كما أن بعض النباتات الصعبة الإكثار بالعقلة ، أمكن دفعها لتكوين الجذور العرضية ، عند معاملة العقل الساقية فيها ، بالأوكسين الخارجى . ولكن من أى الخلايا النسيجية تنشأ مثل هذه الجذور ؟

فعلى عكس نشأة الجذور الجانبية Lateral roots ؛ والتى تنشأ من خلايا الطبقة المحيطة Pricycle ، الدائمة للجذر الأب ، بعيداً عن المرستيم القمى ، تكون نشأة الجذور العرضية على السوق أو الأوراق . فبدايات الأخيرة Root primordium تنشأ من خلايا بارنكيمية فى منطقة الإندودرمس ، أو القشرة ، أو بارنكيا اللحاء ، بإختلاف النباتات . أى أن الجذور الجانبية ذات نشأة داخلية Endogenous ، بعكس الأعضاء الجانبية للساق ، والتى تنشأ من المرستيم القمى ، فهى ذات نشأة خارجية exogenous .

وقد أوضحت العديد من التجارب ، القدرة الفائقة لإندول حمض البيوتريك IBA ، و نفتالين حمض الخليك NAA ، فى دفع تكوين الجذور العرضية ، على سوق النباتات العشبية ، وكثير من سوق النباتات الخشبية . وقد عزى ذلك ، لعدم إعاقتها داخل النسيج النباتى ، وتأثيرها المباشر على دفع الخلايا البارنكمية ، فى منطقة القشرة ، أو اللحاء ، إلى معاودة قدرتها على الإنقسام والنشاط ، وتكوين بدايات الجذور العرضية . وتظهر هذه الإستجابة ، عادة عند الطرف السفلى للعقل المعاملة ، أو أعلى من ذلك بقليل ، إذا أستخدم الأوكسين بتركيزات مرتفعة نسبياً . وقد أوضحت تجارب مزارع الأنسجة ، أن إتحاد الأوكسينات أو استخدامها معا ، تعطى نتيجة أفضل ، وتأثيرات مشجعة أو إضافية Senergestic or additive effects فى هذا الشأن .

وتنشأ البدايات الجذرية بإنقسام محيطي ، وقطرى ، لبعض الخلايا البارنكيمية المكونة للقشرة ، أو الإندودرمس ، أو اللحاء ، فى أماكن محددة من الساق ، مكونة بروزات فى صفوف معلومة ، تقوم بشق طريقها فى القشرة ، وخلالها ، بقوة ميكانيكية ، كما يراها البعض ، أو بتحلل جدر الخلايا إنزيميا كما يراها البعض الآخر عن طريق خلاياها السطحية المتخصصة بإفراز الإنزيمات ، وهى التى تقوم بهضم خلايا القشرة التى تعترض طريقها .

وبعد هذا العرض ، ما هى تأثيرات الأوكسين فى ذلك ؟ يبدو أن للأوكسينات تأثيران واضحان فى تكوين الجذور ، وربما أكثر ، هى :

١- تكوين الجذور على العقل

إستخدمت الأوكسينات الإصطناعية ، على نطاق واسع ، فى هذا المجال ، ومن أشهرها IBA ، NAA ، 2,4 di chloro phenoxy acetic acid (2,4,D) ، 2,4,5 Trichloro phenoxy acetic acid ، Naphthalene acetamide (NAD) ، (2,4,5 T) ، 2,4, Dichloro phenoxy propunic acid ، 2,4 di bromo phenoxy acetic acid وهذه المواد لها تأثير معيق على نمو البراعم والجذور .

وتستجيب للمعاملة بالأوكسين عقل النباتات السهلة تكوين الجذور ، وكذلك تلك التى تكون جذوراً بدرجة متوسطة . أما النباتات الصعبة التجذير ، فإن هذه

الأوكسينات بمفردها لا تؤثر عليها . ويؤكد ذلك ، أن الأوكسينات ليست إلا أحد العوامل المؤثرة على تكوين الجذور على العقل . ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن المعاملة بالأوكسينات تساعد فى تقليل الفترة اللازمة لتكوين الجذور ، وزيادة نسبة نجاح العقل، مع زيادة عدد الجذور المتكونة على العقل ، حتى وإن كانت قصيرة ، مقارنة بالجذور القليلة العدد ، الطويلة ، فى حال عدم المعاملة بالأوكسين .

وتعامل قواعد العقل – عادة – بالأوكسينات ، حيث ينحصر تكوين الجذور فى الجزء المعامل ، فقط ، فى البداية ، كما يختلف مدى إستجابة العقل للمعاملة بإختلاف النوع النباتى ، عمر النبات ، ميعاد تجهيز العقل ، درجة الحرارة ، وسط الزراعة ، وغيرها من العوامل . وغالباً تتحسن نسبة نجاح العقل عند إحداث جرح ، أو أكثر ، فى قواعدها ، ورغم ذلك لا يوجد هناك إتجاه لإشتراك هرمون الجروح فى التأثير على تكوين الجذور على العقل ، وإذا ما تكونت مبادئ الجذور ، فإن الثيامين ، والمركبات الأخرى التى تؤثر على إستطالة الجذور ، تلعب دوراً هاماً فى هذا الشأن .

٢ – تكوين الجذور الجانبية على الجذر الأصلى

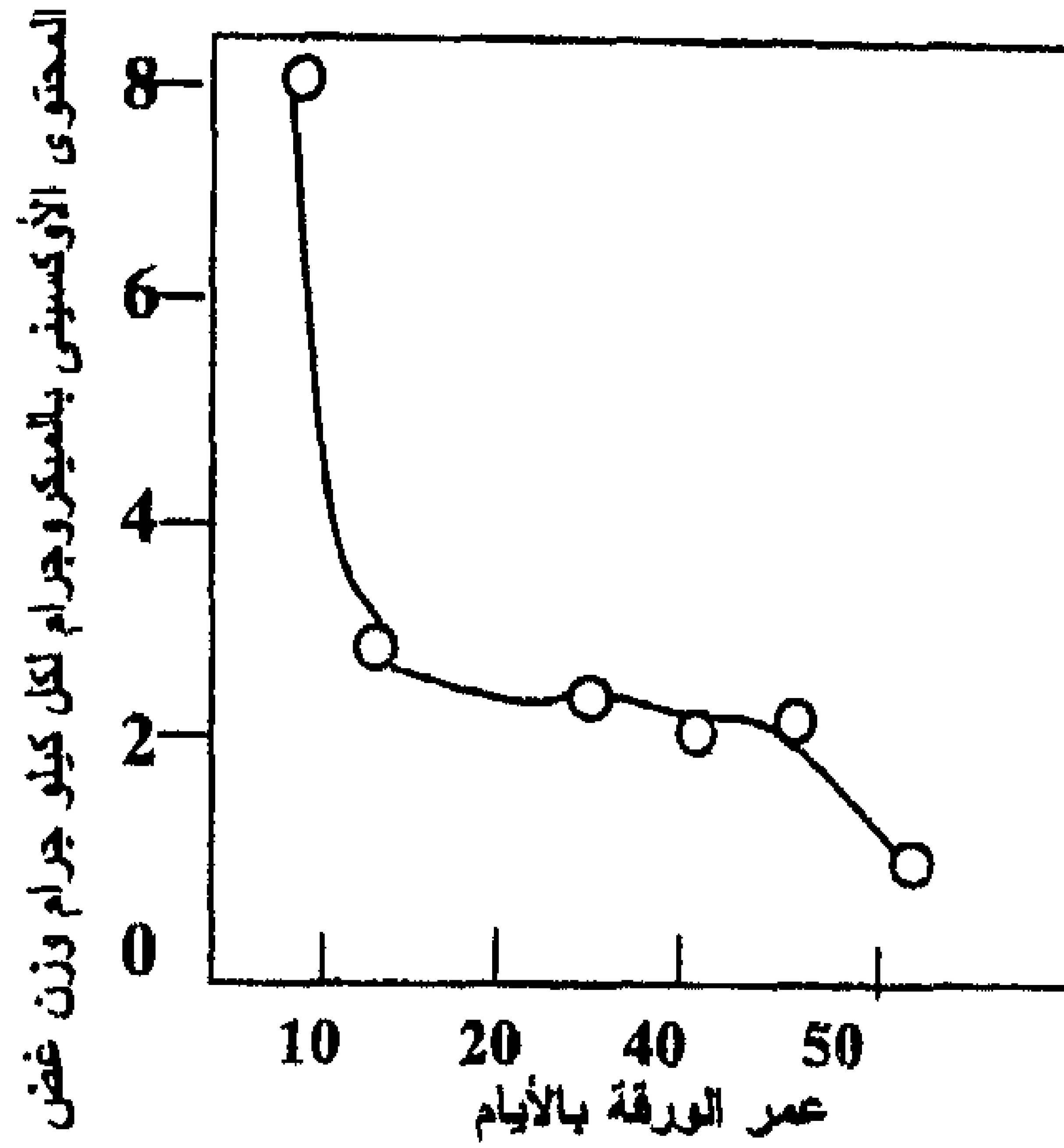
لا يؤدى معاملة جذور البادرات بالتركيزات المرتفعة من الأوكسين إلى إعاقة نمو الجذور ، أو تنشيط نمو الجذور الجانبية ، إلا أن الأوكسين لا يعتبر العامل الرئيسى المحدد لتكوين هذه الجذور ، حيث وجد فى تجارب قطاعات الجذور ، أن العديد من الفيتامينات ، لها تأثير منشط على تكوين الجذور الجانبية .

سادساً : إستطالة الورقة

تسلك الورقة ، فى نموها ، نفس سلوك الأعضاء النباتية الأخرى ، من حيث محتوى الأوكسين بها ، وتأثيره على النمو . ويتناسب ذلك ، تماماً ، مع عمر الورقة .

فبالرغم من أن الورقة تعتبر أحد الأعضاء النباتية محدودة النمو ، والمنتجة للأوكسين ، وأن الكمية المنتجة تتناسب ، تماما ، مع النمو الطبيعى لها ، خلال مراحل

نموها المختلفة ، حيث يقل محتواها الأوكسينى مع تقدمها فى العمر كما هو موضح بالشكل .



رسم تخطيطى يوضح محتوى الأوكسين لأوراق الفاصوليا المختلفة الأعمار

إلا أن إضافة الأوكسين من الخارج للورقة ، يؤدى إلى عدم إنتظام مسطح نموها الطبيعى ، بنفس الدرجة . حيث تنحصر الإستطالة فى العرق الوسطى ، وتفريعاته المختلفة ، دون نسيج الميزوفيل.

ويرجع فعل الأوكسين على إستطالة الخلايا ، إلى تأثيره على زيادة مرونة الجدار الخلوى الإبتدائى ، حيث يسبب ضعف الضغط الجدارى للخلية ، وزيادة درجة إمتلائها ، وكبر حجمها . ويستتبع ذلك ، تكوين مواد الجدار ، والإندماج والتداخل intussusption بين الجزيئات المكونة للجدار ، واللازمة لزيادة حجمه وهكذا .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن الأوكسينات تؤدى إلى زيادة معدل التنفس، فى الخلية ، وهو يشير إلى زيادة نشاط التفاعلات الحيوية المختلفة ، اللازمة لتكوين مواد الجدار ، وبروتوبلازم الخلية النباتية ، وخاصة تخليق البروتين ، وزيادة نشاط الحمض النووى الريبوزى RNA .

سابعاً : السيادة القمية Apical dominance

يقصد بالسيادة القمية إستمرار الساق الأصلى فى النمو والإستطالة ، طالما كان البرعم الطرفى فى قمته نشطا ، وحاجبا بذلك من تكشف أونمو أو نشاط البراعم الجانبية (الإبطية) التى دونه . وقد وجد أنه بإزالة تأثير البرعم الطرفى ؛ بقطعه ،

أو بإتلافه ، أو تحوره إلى زهرة أو محلاق ، تبدأ أحد البراعم الجانبية ، أو أكثر ، فى التكشف ، والنمو ، لكى يحل محله ، ضماناً لإستمرار ، النمو ، وبظهور وتكشف غصن جديد ، تحول قمته النامية ، دون نمو وتكشف البراعم الجانبية ، التى تليه وهكذا.

وتتباين ظهور هذه الظاهرة بتباين النباتات ، فقد تكون واضحة ، تماما ، كما فى عباد الشمس ، والبريوفيلّم ، وغيرهما . حيث لا تتكون أية أغصان جانبية ، إلا بعد إزالة تأثير البرعم الطرفى ؛ مصدر الأوكسين . وقد تكون الظاهرة خفيّة ، كما فى البطاطس ، والطماطم ، وغيرهما ، فلا تستطيع البراعم الطرفية فيها إخماد ، أو إيقاف ، نشاط البراعم الجانبية ، على نفس الساق ، فتظهر متفرعة ، وخاصة فى الأجزاء البعيدة عن تأثير البرعم الطرفى .

وترجع ظاهرة السيادة القمية إلى وجود الأوكسين ، وطبقا لمنحنيات إستجابة الجرعة Dose respose curves السابق الإشارة إليها . فلكل عضو نباتى ، متطلبات مثلى من الأوكسين ، لازمة لإظهار إستجابته القصوى بالتنشيط والنمو . فالأوراق والبراعم الطرفية ، تحتاج لتركيز أعلى من الأوكسين اللازم لنشاطها ، مقارنة بالتركيز الأمثل اللازم لنمو البراعم الجانبية ، أو الجذور ، على الترتيب . وأن التركيز الأمثل اللازم لنمو البراعم الطرفية ، هو ، فى نفس الوقت ، تركيز مثبط لنمو الجذور . ولما كانت القمة النامية هى مصدر تخليق الأوكسين ، وأن الأوكسين ينتقل قطبياً أى قاعدياً، وهو ما يترتب عليه زيادة تركيز الأوكسين عند البراعم الجانبية التالية للبرعم الطرفى ، عن الحد الأمثل اللازم لنموها ونشاطها . وهذه الزيادة تكبح من نموها وتكشفها . وقد دللت على ذلك التجارب البسيطة ، التى أجريت على عباد الشمس . فقد وجد أن إزالة القمة النامية للساق الأصلى ، وهو مصدر الأوكسين ، أو منع إنتقاله قاعدياً باستخدام عجينة لانولين مضاف إليها Triiodo Benzoic acid ، أدى إلى تكشف بعض البراعم الجانبية ، ونموها إلى أفرع خضرية ، تراوح عددها بين ٢ -٣ أفرع جانبية . وأن معاملة الساق الأصلية بالأوكسين الخارجى ، وبعد قطع قمته النامية ، إستمر الساق الأصلى فى النمو، دون تكشف البراعم الجانبية .

فما هى إذن آلية التحكم فى تثبيط نمو البراعم الجانبية ، عند وجود البراعم الطرفية ؟

يرى الكثيرون أن آلية التحكم فى السيادة القمية ، تتم عن طريق الأوكسين ؛ فالتركيز المرتفع فى البرعم الطرفى لغصن ما ، يكبح من نمو ، ونشاط ، البراعم الجانبية على نفس الغصن . بينما يرى آخرون ، أن القمة النامية تفرز ، بالإضافة للأوكسين ، بعض المثبطات ، التى تمنع من نمو ، ونشاط ، البراعم الجانبية . إلا أن كنه وطبيعة هذه المثبطات غير معروفة تماماً . ويرى البعض ، أن للمغذيات ، ولنواتج الأيض الغذائى ، دوراً فى هذا الشأن ، ففى التجارب التى أستخدم فيها العناصر المشعة ، وجد أن معاملة النبات بعنصر الفوسفور المشع ^{32}P ، أو بجزيئات السكر التى تحتوى على الكربون المشع ^{14}C ،كان تحركهما ، أى الفوسفور والسكر ، تجاه الأجزاء النباتية التى تحتوى على تركيز مرتفع من الأوكسين ، أى إتجاه القمة النامية ، حيث تسحب المغذيات ، وتتراكم فى القمة النامية ، بدرجة أكبر منها عند البراعم الجانبية . ويستمر الساق الرئيسية فى النمو والنشاط ، وهو ما يشير إلى تأثير الأوكسين على حركة منتجات التخليق الضوئى ، والعناصر المغذية ، فى الأنسجة الوعائية للنبات ، ولو أن آلية ذلك غير معروفة تماماً.

وبإزالة القمة النامية ، يزداد تركيز ، وتراكم ، الأوكسين فى البراعم الجانبية ، دون القمة النامية . وأكثرها تركيزاً ، هو أكثرها نشاطاً ، حيث تسحب المغذيات ، وتصل إلى البراعم الجانبية الأكثر تركيزاً ونشاطاً ، وهو ما لا يتحقق عندما تكون قمة الساق متصلة . وعليه ، ربما تكون السيادة القمية راجعة لإنخفاض تركيز ، وكمية ، الأوكسين ، فى البراعم الجانبية دون القمة النامية .

ثامناً : الدفع للإزهار Flowering Induction

يقصد بالإزهار ، عملية تحويل البرعم الخضرى إلى برعم زهرى ، وتكشفه . وهى عملية يتحكم فيها دورة الضوء والظلام فى معظم النباتات . فنباتات النهار القصير Short day plants (نباتات الليل الطويل) تحتاج لإزهارها للمرور بفترات ضوئية قصيرة ، وفترات طويلة من الإظلام، بحد أدنى ، خلال الدورة الضوئية الواحدة . ومن أمثلتها بعض أصناف فول الصويا ، والدخان ، والسيدوم

Xanthium . أما نباتات النهار الطويل Long day plants ، وتعرف أيضاً بنباتات الليل القصير ، فهى تحتاج لإزهارها للمرور ، خلال الدورة الضوئية الواحدة ، إلى فترات طويلة من الضوء ، وفترات ظلام قصيرة وبحد أقصى ، ومن أمثلتها السبانخ والشعير . وتعتبر مرحلة الإزهار أولى مراحل التكاثر فى النباتات الراقية . فبعض من هذه النباتات يمكن تحديد مرحلة الإزهار بها ، فهى تكون محددة ، حيث تزهر بعد الإنتهاء ، تماماً ، من نموها الخضرى ، ومن أمثلتها عباد الشمس . وقد تتداخل مرحلة التزهير مع مرحلة النمو الخضرى ، بدرجة يصعب الفصل بينهما ؛ مثل الفول والبسلة . وفى بعض أشجار الفاكهة ، المتساقطة الأوراق ؛ كالمشمش والخوخ ، تتكشف البراعم الزهرية قبل تكشف البراعم الخضرية ، خلال موسم النمو النشط . كما وجد أن تعريض بعض النباتات الخشبية إلى درجة حرارة منخفضة ، تدفعها إلى الإزهار ، وكذا المعاملة بالكيماويات أو بتقليم الأفرع .

وقد حاول الكثيرون ، معرفة أسباب إختلاف السلوك النباتى ، وتحوله من مرحلة إلى أخرى ، وأرجعوه إلى عدة عوامل بيئية ، وذلك فى حدود التركيب الوراثى ، لكل نوع نباتى . ولعل أهم هذه العوامل ، هو تعاقب الليل والنهار ، وما يترتب عليه من تأقت حرارى ، وآخر ضوئى ، مع إختلال النسبة بين المحتوى الكربوهيدراتى الداخلى والنيتروجينى . وهذه العوامل مجتمعة ، أو أيهما ، قد تدفع تفاعلا ما ، أو مجموعة تفاعلات كيموحيوية يكون من شأنها تخليق صبغة نباتية خاصة Phytochrome ، تعرف تجاوزا بهرمون الأزهار Florigen . وهو هرمون إفتراضى لم يستخلص بعد ، ولا أمكن تعريفه على وجه الدقة ، ولكن يشار إليه على أنه صبغة بروتينية ، ذات طبيعة هرمونية ، غير معروفة تماما ، تتكون فى الأوراق النشطة فسيولوجياً ، ثم تنتقل ، خلال أنسجة اللحاء ، ووجهتا البراعم الطرفية ، أو الجانبية ، وتتغير الحالة الفيزيقية ، لهذه الصيغة ، كما تتغير تأثيراتها الفسيولوجية ، بتغير الطيف الضوئى ، الذى تستقبله . وخاصة عند الضوء الأحمر Red والأحمر البعيد Far red . وطبقا للتأثير الإنعكاسى للصبغة ، أى تحويلها من صورة لأخرى كيموضوئياً ، يحدث الأثر الفسيولوجى الهام ، وهو ظهور فعاليتها فى دفع النبات للإزهار من عدمه .

وهنا نتساءل ما هى العلاقة إذن بين هرمون الإزهار المقترح هذا والأوكسين ؟

فقد لوحظ أن نباتات النهار الطويل ، تحتوى على كمية من الأوكسين ، أكبر منها فى حالة نباتات النهار القصير . ورغم هذه الملاحظة ، لم ينجح إستخدام الأوكسينات فى دفع أى من نباتات المجموعتين إلى الإزهار المبكر ، إلا إذا إستكملت دورة الحياة كاملة ، فى معظم هذه النبات . فإذا ما وقف النمو الخضرى ، أو اقترب من نهاية مرحلته ، وقل معدله ، أدت المعاملة بالأوكسين الخارجى مثل 2.4 D أو NAA ، إلى زيادة التزهير ، وليس إلى دفع تكوين الأزهار ، أو تحويل البرعم الخضرى إلى زهرى . ويرى الكثيرون ، أن الدور الذى يلعبه الأوكسين فى التأثير على الإزهار ، يكون من خلال تأثيره ، الغير مباشر ، على تكوين الإيثليين .

وقد حاول الكثيرون ، إيجاد علاقة بين هرمون الإزهار الافتراضى Florigen والأوكسينات ، ودورها فى دفع النباتات للتزهير . فقد لاحظ البعض ، وهم كثر ؛ أن نباتات قليلة للغاية ، مثل الأناناس دُفعت لتكوين الأزهار ، إذا عوملت بأوكسين NAA أو 2,4 D . ولم تنجح هذه المحاولة مع نباتات أخرى .

و حاول آخرون ، إيجاد علاقة بين المحتوى الهرمونى الداخلى والتزهير ، وذلك بتقدير المحتوى الأوكسينى الداخلى للنبات خلال مراحل متتالية من دورة حياته ، وهى التزهير والإثمار ، تحت الظروف المناسبة ، لنمو هذا النبات ، ولم يلاحظ ، فى معظم الحالات ، وجود علاقة ، واضحة ، أو تطابقية ، بين تركيز الأوكسين ، وتقدم النبات فى العمر ، وإتجاهه نحو التزهير .

وهل يشبه هرمون الإزهار الأوكسين ؟ . بالطبع لا . لأن إضافة الأوكسين لا تدفع إلى التزهير فى النباتات ، التى تنمو تحت الظروف الملائمة للنمو الخضرى . فنباتات النهار الطويل ، التى تنمو تحت ظروف النهار القصير ، وكذلك نباتات النهار القصير التى تنمو تحت ظروف النهار الطويل ، سوف تظل تنمو خضريا لفترة ما ، حتى لو عوملت بالأوكسين . وأكثر من هذا ، فإن إضافة الأوكسينات قد تمنع التزهير تماماً ، أو قد تحد من إزهار نباتات النهار القصير .

وبالرغم من هذا ، فقد وجد أن الأوكسين قد يدفع بعض النباتات ، مثل الأناناس نحو الإزهار ، إذا عومل بأوكسين نفثالين حمض الخليك أو بالـــ 2.4 D . و هذا التأثير قد يرجع – كما قلنا – إلى أثر الأوكسين ، الغير مباشر ، على الإزهار ، مثل تأثيره على تكوين الإيثلين أو الاستيلين (هيدروكربونات غير مسبعة) والأخيران لهما تأثير مباشر على الإزهار ، فى مثل هذه النباتات .

ولو إفترضنا أن الأوكسين يلعب دوراً هاماً فى الإزهار ، وبطريق مباشر ، لكان تركيزه داخل النبات ، يتناسب طردياً مع تقدم النبات نحو الإزهار ، وهو ما لم يتم رصده فى غالبية النباتات .

ويرى آخرون ، أن الدفع للإزهار لا يتم إلا إذا كان معدل التخليق الضوئى بالنبات مرتفعاً خلال دورة الدفع للإزهار اللازمة لذلك . ويؤيد ذلك أن المعاملة بالأوكسين (وخاصةIAA ، NAA) شجعت من زيادة كفاءة عملية التخليق الضوئى . وقد عزى ذلك إلى تأثير الأوكسين المباشر على تخليق صبغات التخليق الضوئى وخاصة صبغة P700 ، وهى المركز الرئيسى لتفاعلات دورة الفسفرة الضوئية الدائرية **PSI** فى تفاعل الضوء (تفاعل هيل) ، وزيادة معدل نشاط إنزيم ريبولوز 1 ، 5 ثنائى الفوسفات كربوكسيلز Ru 1,5 di phosphate carboxylase وما يترتب عليه من زيادة معدل تثبيت ثانى أكسيد الكربون CO_2 ، فى تفاعلات الظلام (تفاعل بلاكمان) وهو ما سيأتى بيانه ، فى الفصل السادس والثلاثون من هذا الكتاب .

تاسعاً : النسبة الجنسية Sex ratio

وجد أن معاملة القرعيات (نباتات أحادية المسكن ، ذات أزهار أحادية الجنس) بالأوكسينات ، أدى إلى إنخفاض أعداد الأزهار المذكرة ، وزيادة أعداد الأزهار المؤنثة ، على نفس النبات ، كما أدى إلى الإسراع من تكوين الأزهار المؤنثة على العقد القاعدية .

كما وجد أن معاملة نباتات القنب الهندى *Cannabis sativa* (نباتات ثنائية المسكن) التى تحمل الأزهار المذكرة بالأوكسينات ، أدى إلى تحويل نسبة كبيرة من الأزهار المذكرة إلى أزهار مؤنثة .

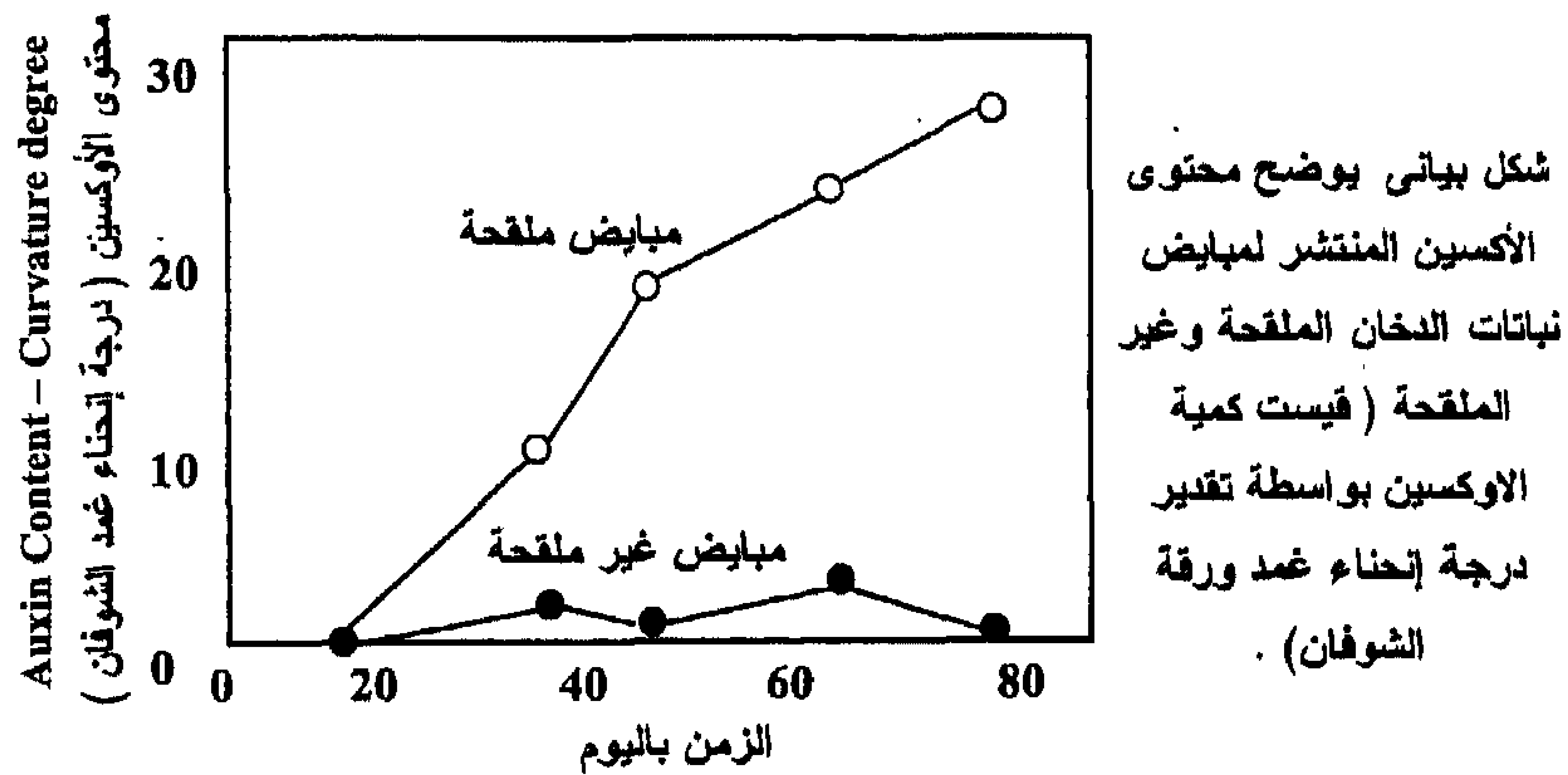
ويتشابه تأثير الأوكسين على التعبير الجنسى Sex expression فى الخيار، مع تأثير ظروف النهار القصير تماماً ، من حيث إنتاج الأزهار المؤنثه ، كما يشبه تأثير إنخفاض درجة الحرارة ، وزيادة تركيز CO_2 فى ذلك .

وبقياس محتوى الأوكسين لأوراق نبات الخيار ، التى تحمل أزهار مؤنثه، أكبر من عدد الأزهار المذكرة ، وجد أن المحتوى الأوكسينى فى هذه النباتات ، كان أكبر منه فى النباتات التى تحمل عدد من الأزهار المذكرة أكبر من الأزهار المؤنثة . إلا أن الباحثين ، فى هذا المجال ، يرون أن تأثير الأوكسين فى زيادة الأزهار المؤنثة ، قد يرجع إلى تأثيره الغير مباشر ، فى ذلك ، من خلال تأثيره على زيادة تخليق الإيثلين أو الاستيلين .

عاشراً : نمو و تطور الثمار وتكوين البذور

Growth and Development of Fruits and Seed Formation

تُنشأ الثمرة وتتطور بعد التلقيح والإخصاب مباشرة ، ويتوافق ذلك تماماً مع زيادة تركيز الأوكسين من المركبات الإندولية ، حيث يتحكم فى تطور المبيض إلى ثمرة . ويوضح الشكل التالى اختلاف المحتوى الأوكسينى فى المبايض الملقحة والغير ملحقة لنباتات الدخان .

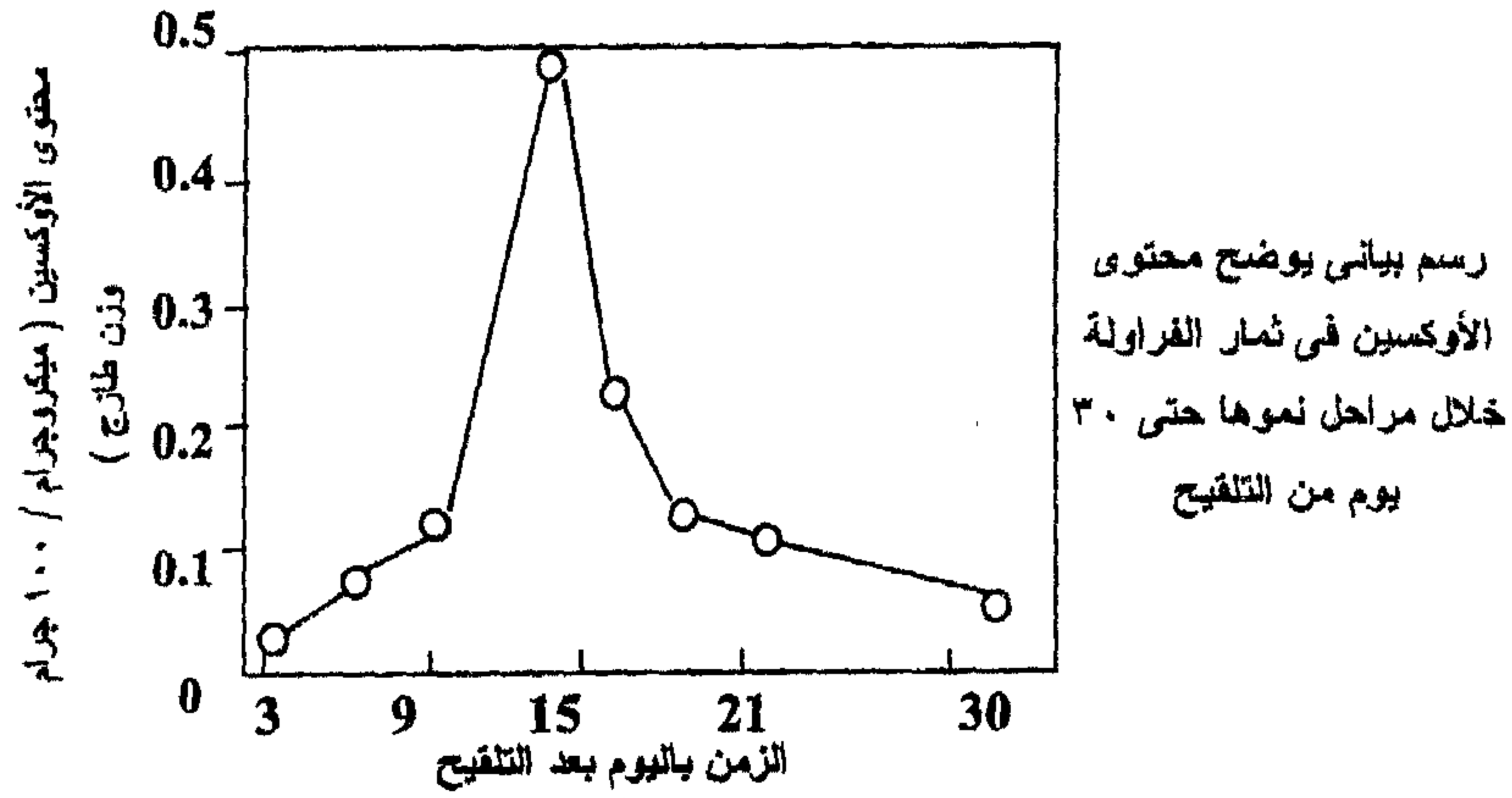


شكل بيانى يوضح محتوى الأكسين المنتشر لمبايض نباتات الدخان الملقحة وغير الملقحة (قيست كمية الاوكسين بواسطة تقدير درجة إنحناء غمد ورقة الشوفان) .

وقد يكون مصدر الأوكسين ، رغم إنخفاض تركيزه ، هو حبوب اللقاح وأنابيبها اللقاحية ، النامية فى أنسجة القلم ، والتى ربما تكون ناتجة عن إفراز بعض

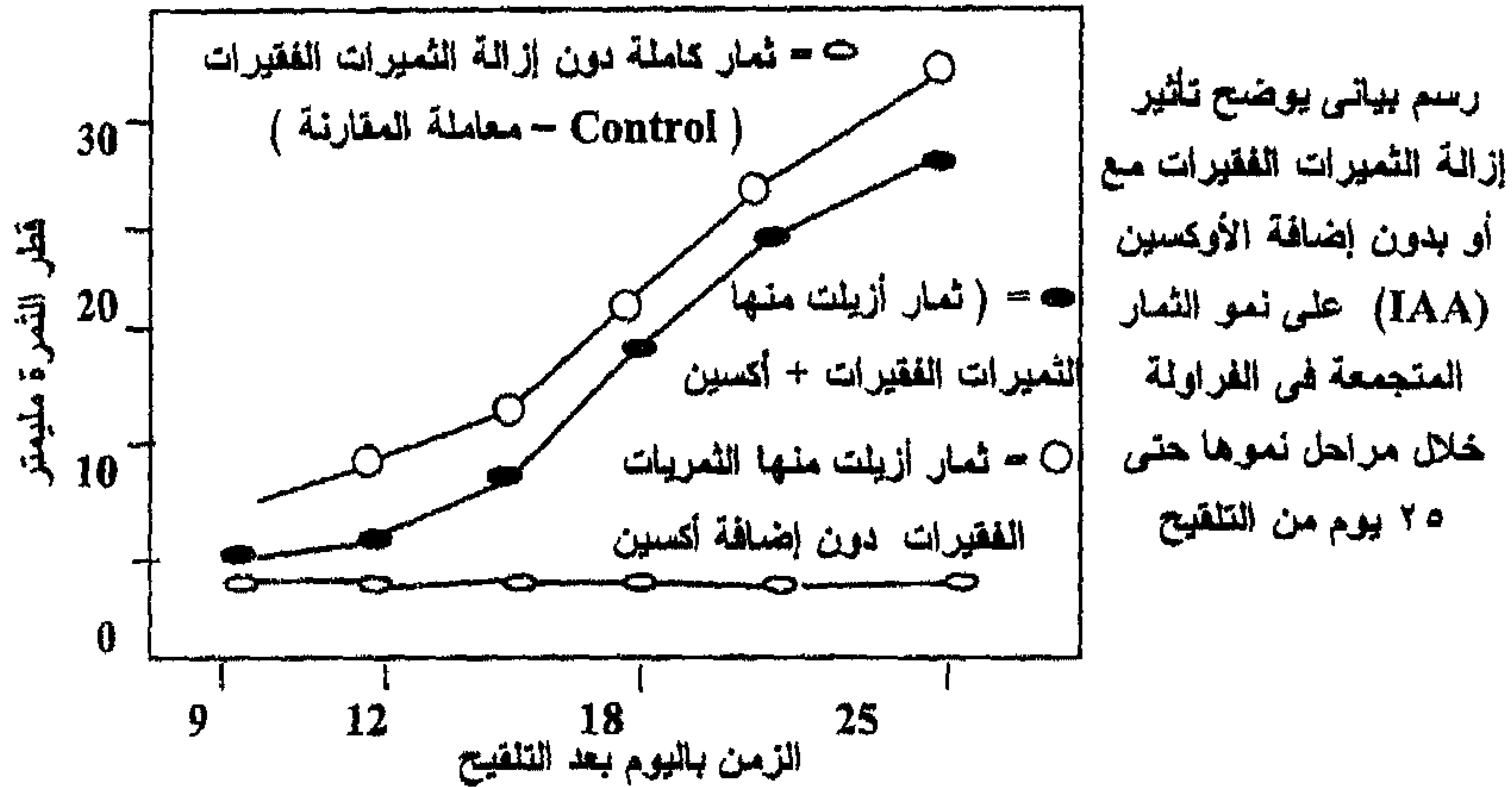
الإنزيمات ، أو زيادة نشاطها . فيستجيب المبيض لإفراز المزيد من الأوكسينات ، بعد التلقيح .

وبتكوين البذور ، تصبح هى مصدر الأوكسين . ويصبح الإندوسبرم هو المركز المسئول عن تخليق الأوكسين ، ويدل على ذلك ، زيادة المحتوى الأوكسينى للثمار ، مع نمو الثمرة ، وحتى ١٢ يوم ، من التلقيح كما يوضحه الشكل :



رسم بيانى يوضح محتوى الأوكسين فى ثمار الفراولة خلال مراحل نموها حتى ٣٠ يوم من التلقيح

وأن حجم الثمرة البذرية الناتجة يتناسب ، طردياً ، مع عدد البذور بها ، أو كمية الأوكسين الذى عوملت به الثمار ، من الخارج ، ويوضح الشكل التالى أثر إزالة الثميرات الفقيرات على نمو ثمار الفراولة المتجمعة خلال مراحل نموها مع أو بدون إضافة أوكسين IAA .



رسم بيانى يوضح تأثير إزالة الثميرات الفقيرات مع أو بدون إضافة الأوكسين (IAA) على نمو الثمار المتجمعة فى الفراولة خلال مراحل نموها حتى ٢٥ يوم من التلقيح

كما وجد أن التوزيع المنتظم للبذور فى الثمرة ، يعطى ثماراً منتظمة الشكل . وعلى العكس ، يدل وجود الثمار الغير متماثلة الشكل ، على عدم توزيع البذور داخل الثمرة بشكل منتظم ، أو عدم تكون بعضها . وقد أستفيد من هذه الظاهرة ، بالحصول على ثمار متجمعة ، من الفراولة ، مختلفة الأشكال ، بإزالة بعض الثميرات الفقيرة ، التى تحتويها الثمرة المتجمعة ، حيث يعاق نمو الجزء الذى لا يحتوى على الثميرات .

ويـؤيد أهمية وجود الأوكسين ، فى تطور الثمار ، وتكوين البذور ، نتائج العديد من التجارب وأهمها :

١- وجد أن معاملة المبايض ، غير الملحقة للطماطم ، والبرنجال Brinjal ، وغيرهما ، بالأوكسين ، أدى إلى تكوين الثمار وتطورها ، دون بذور . وقد تناسب ذلك ، طردياً ، مع درجة تركيز الأوكسين المستخدم . وقد استغلت هذه الظاهرة فى تكوين الثمار البكرية .

٢- بإزالة البذيرات ، وهى مصدر الأوكسين ، من ثمار التفاح ، والفراولة ، بعد الإخصاب ، فشلت الثمار فى النمو الطبيعى والتطور .

٣- وجد أن كمية الأوكسين فى مركز الثمار و عند البذور ، أكبر ما يمكن فى الثمرة ، وتقل تدريجياً كلما إتجهنا نحو جدار الثمرة من الخارج .

٤- ثبت أن المركز الرئيسى لإنتاج الأوكسين فى البذور الأندوسبرمية هو نسيج الإندوسبرم .

٥- وجد أن ذروة تكوين الأوكسين ، فى ثمار التفاح ، تتطابق مع الزمن ، عندما يصبح الإندوسبرم النووى الحر ، خلويا .

٦- بإزالة بعض الثميرات الفقيرة ، التى تحتويها ثمار الفراولة المتجمعة ، أدى ذلك إلى عدم انتظام نمو الثمرة .

٧- تظهر ثمار التفاح غير متماثلة الشكل ، فى حالة عدم التوزيع المنتظم للبذور بها ، وهى مصدر الأوكسين .

٨- إحتواء مبايض ثمار النباتات البكرية ، على كمية كبيرة من الأوكسينات ، عند مقارنتها بالثمار البذرية . فقد قدرت فى ثمار البرتقال ، والليمون البذرية ، بحوالى ٠,٥٨ و ٠,٤٣ ميكروجرام / كيلوجرام وزن غض ، على الترتيب . بينما هى ٢,٠٩ و ٠,٧٨ فى الأنواع اللابذرية . وعلى ذلك ، ربما لا تصل

كمية الأوكسين هذه ، في مثل هذه النباتات البذرية ، إلى المستوى الأمثل اللازم للإخصاب ونضج وتطور مبايض أزهار.

٩- **في غياب التلقيح ، يفشل المبيض في النمو والتطور ، إلى ثمرة ، ويسقط ويحول إضافة الأوكسين دون سقوطه .**

ويبدو أن آلية فعل الأوكسين ، وميكانيكية عمله ، التي درست بإستفاضة مع إغماد النجيليات ، هي نفس الآلية التي تتحكم في تطور الثمار وتكوين البذور ، فما هو الدور الذي يلعبه الأوكسين في ذلك ؟ خاصة أن هناك تطابق ، مباشر ، بين محتوى الأوكسين ، ونمو الثمار ، في معظم النباتات .

ويبدو أن الدور الذي يلعبه الأوكسين ، في تطور الثمار ، وتكوين البذور ، ينحصر في العوامل الآتية :

١ - **إنقسام خلايا المبيض** : وقد يقف الإنقسام بعد التلقيح مباشرة ؛ كما في الطماطم ، وقد تستمر لمدة ٣ - ٤ أسابيع ، كما في التفاح . ومن النادر أن يستمر الإنقسام حتى تمام النضج ، كما في كمثرى التمساح (الأفوكادو Avocodo) .

٢- **إستطالة خلايا جدار المبيض** : وهو الغالب في معظم النباتات ، وقد تصل الإستطالة إلى ٧٠ مليميكرون ، كما في البطيخ ، وتتم الآلية بطريقة مشابهة لآلية إستطالة غمد ورقة الشوفان ، السابق الإشارة إليها ، إلا أن الآلية هنا ، تكون بشكل متساو الأقطار . أما في خلايا غمد ورقة الشوفان ، فهي في إتجاه المحور الطويل للنبات ، وعلى ذلك ، يبقى المبيض محتفظاً بشكله ، في الثمار الناضجة .

٣- **تدفق المغذيات ومنتجات التحول الغذائي والتمثيل الحيوي من الأوراق ، وباقي أعضاء جسم النبات ، إلى الثمار** . ويتم ذلك بصفة إنتقائية ، أو إختيارية ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية ، في الثمار النامية ، وعلى حساب الأعضاء النباتية الأخرى ، التي يقف نموها ، أو يكاد يكون كذلك . ومن الطبيعي ، أن تكون عملية الإخصاب هي المسئولة عن هذا التدفق والتوجيه . ويؤيد ذلك ، إستخدام ثاني أكسيد الكربون ، المحتوى على الكربون المشع ^{14}C، وتتبع مسار

التحول الغذائى ، فى أوراق البسلة ، حيث ظهر جلّه ، أو كلّه ، فى الثمار النامية بآباط الأوراق المعاملة . كما أمكن تتبع إمتصاص الفوسفور المشع ^{31}P وحتى تكوين الثمار .

ومن الجدير بالذكر ، أن هذه العناصر المشعة ، لا تنتقل إلى مبايض الأزهار قبل عملية الإخصاب ؛ أى أن الأخير هو المسئول عن تخليق الأوكسين ، وإنتقال المغذيات ، المخلقة ، إلى الثمار ، ولو أن كيفية إنتقال ذلك ، وميكانيكيتة غير معلومة على وجه التحديد .

وتتباين نسبة الإشتراك بين هذه العوامل الثلاث ، بتباين النباتات . ففى النباتات التى يتطابق فيها محتوى الأوكسين بنمو الثمار ، وهى الغالبة ، يكون إستطالة الخلايا هى العامل المؤثر . بينما فى النباتات التى لم يتطابق فيها محتوى الأوكسين مع نمو الثمرة ، يبدو أن الإنقسام الخلوى هو العامل المؤثر والأقوى . فقد لوحظ أن مرحلة الانقسام الخلوى ، فى خلايا مبايض التفاح ، والتين تستمر لفترة طويلة ، حتى قرب تمام النضج ، كما يبدو أن الأوكسينات الموجودة والمسئولة عن تطور الثمار ، وتكوين البذور ، هى عبارة عن عدة مركبات إندولية ، وربما يشترك فى ذلك هرمونات أخرى .

حادى عشر : دفع تكوين الثمار اللابذرية (العقد البكرى)

Induction of Parthenocarps

تتكون الثمرة الطبيعية ، كنتيجة مباشرة لحدوث عمليتى التلقيح والإخصاب لبويضة الزهرة ، حيث تحدث سلسلة معقدة من التحولات الغذائية ، يعقبها تميز وتطور لمبيض الزهرة ، ثم عقد الثمار ونموها ، بدءً من نمو جدار المبيض وبسرعة . وفى بعض الحالات يشترك مع مبيض الزهرة ، أنسجة التخت . وترجع سرعة النمو – فى معظمه – إلى إستطالة الخلايا ، وهى الظاهرة التى تؤثر عليها الأوكسينات .

وعلى ذلك ، فإن تكوين الثمار هنا يكون مرتبطاً بحدوث التلقيح ثم الإخصاب ، وما يترتب عليهما من تخليق مواد ذات تأثير أوكسيني منشط . فالغالبية

العظمى من النباتات لا تكوّن ثماراً إلا بحدوث التلقيح والإخصاب . فما هو دور عملية الإخصاب فى تكوين الثمار ؟

وجد أن إنتفاخ مبيض أزهار الأوركيدات ، ينشطه وضع حبوب اللقاح ، الغير حية ، على الميسم ، كما لوحظ أن المستخلص المائى لحبوب اللقاح ، كان قادراً على منع حدوث التساقط الزهرى ، وتنشيط إنتفاخ جدار المبيض ، فى بعض أزهار الأوركيدات . وبإستخدام حبوب اللقاح ، أو مستخلصاتها ، أمكن إنتاج ثمار خيار بالعقد البكرى . وقد كشف تحليل مستخلصات حبوب اللقاح ، على إحتوائها على مركبات أوكسينية ، نشطة فسيولوجياً . وفى تجارب الدخان ، لوحظ وجود زيادة واضحة فى تركيز الأوكسين ، عقب التلقيح ، مباشرة ، فى مبايض الأزهار ، بينما لم تلاحظ هذه الزيادة ، الحادة ، فى غياب عملية التلقيح . وبمتابعة نمو الأنبوبة اللقاحية ، فى قلم أزهار الدخان ، وجد زيادة ملحوظة فى كمية الأوكسينات المستخلصة من أقلام هذه الأزهار . وقد دعت هذه النتائج إلى إقتراح تخليق إنزيم ما ، بواسطة خلايا الأنبوبة اللقاحية ، قادر على تنظيم وإنتاج الأوكسين . وقد تأكد هذا الإقتراح عندما تمكن Lural من فصل مستخلص إنزيمى ، من الأنابيب اللقاحية ، قادر على تحويل الحمض الأمينى التربتوفان إلى أوكسين .

مما سبق ، يمكن القول بأن الأوكسينات تلعب دوراً هاماً فى تكوين الثمار ، حيث أن عملية التلقيح ، ونمو الأنبوبة اللقاحية ، والإخصاب ، تشترك جميعها فى إنتاج الأوكسين اللازم لتكوين الثمار . ورغم أن محتوى حبوب اللقاح من الأوكسين لا يكفى لإحداث الزيادة الكبيرة الملاحظة فى المبيض ، بعد الإخصاب ، إلا أنه عند نمو الأنبوبة اللقاحية ، ينطلق الإنزيم المسئول عن إنتاج الأوكسين فى مبايض هذه الأنواع . كما يتضح ، أيضا ، إمكانية حدوث العقد البكرى بإستخدام الأوكسين IAA . فقد وجد أن المحتوى الأوكسينى ، فى مبايض هذه الأنواع البكرية ، أعلى ، بدرجة ملحوظة ، عن الأنواع التى تحتاج إلى تلقيح وإخصاب .

وظاهرة تكوين الثمار دون حدوث تلقيح ، أو إخصاب ، أمر شائع فى الطبيعة ، ويطلق عليها الثمار اللابذرية كما فى بعض أصناف البرتقال ، والأناناس ،

والموز البكرية . ويرجع ذلك ، لإرتفاع نسبة ، وتركيز ، الأوكسين ، فى مبايض مثل هذه الأصناف . والتى تسمح لها بتكوين الثمار ، دون الحاجة إلى مصدر إضافى للأوكسين ، من حبوب اللقاح أو غيرها . ويلاحظ أن بذيرات الأنواع البذرية ، لا تنتج أوكسينا ، إلا بصعوبة ، قبل الإخصاب . وعلى ذلك ، لا يصل مستوى الأوكسين ، فى مبايض هذه النباتات البذرية ، إلى الدرجة القصوى ، اللازمة لحدوث الإخصاب . فلا يتطور المبيض إلى ثمرة . أما إذا تم التغلب على النقص الطبيعى للأوكسين ، بإضافته من الخارج ، فمن الطبيعى أن يتطور المبيض إلى الثمرة . وقد وجد ، فى كثير من النباتات ، أن إضافة واحدة من الأوكسين ، تكفى لتحفيز المبيض للنمو ، وتطوره إلى ثمرة ، وقد لا يكفى . ويعتمد ذلك على النوع النباتى ، وتركيبه الوراثى .

وقد تشترك هرمونات أخرى ، مع ، أو بدون ، الأوكسينات ، فى تكوين الثمار البكرية . فقد وجد أن بعض أصناف البرتقال ، متعددة البذيرات ، التى تتكون فيها الثمار بكريا ، نتيجة المعاملة بالأوكسين ، إن الهرمونات الأخرى ، خلاف الأوكسين ، تفشل فى تكوين ثمارها بكريا ، عند إضافتها للأزهار ، الغير ملقحة . بينما فى التفاح ، والعنب ، وجد أن المعاملة بالجبريلين ، ينتج عنها ثماراً بكرية . وفى الطماطم ، أمكن إستبدال الأوكسين بالجبريلين ، بينما إنتاج ثمار بكرية من نباتات الكريز يحتاج إلى الجبريلين والأوكسين معا . وتحتاج المانجو ، بالإضافة للجبريلين والأوكسينات ، إلى السيتوكينينات . وقد أمكن إستخدام هذه الظاهرة ، فى إنتاج ثمار بكرية ، لعديد من النباتات ، بإستخدام عدد من الهرمونات ، ومن بيها الأوكسينات الطبيعية ، مثل IAA و الإصطناعية ، مثل NAA والبارا فينوكسى حمض الخليك β P-chloro-phenoxy acetic acid (PCPA) ، فهما يلعبان دوراً هاماً فى هذا الشأن . وعلى ذلك ، يمكن أن نقول أن الأوكسينات ليست هى وحدها المسئولة عن تكوين الثمار البكرية ، ولكنها قد تشترك مع هرمون آخر أو أكثر .

وليس من الضرورى بأن تكون الثمار اللابذرية ناشئة بدون تلقيح أو إخصاب . ففى بعض أنواع العنب ، لا يتطور مبيض الزهرة فيها إلى ثمرة ، إلا بالتلقيح والإخصاب . ثم يتوقف المبيض عن النمو بسرعة ، وتصبح الثمرة لابذرية

Stenospetenocarpy . وفى هذه الحالة ، لا يمكن إعتبار مثل هذه الثمار ثمار بكرية ؛ حيث تكونت بعد الإخصاب .

وفى بعض القرعيات ، أمكن الحصول على ثمار بكرية ، بمعاملتها بالأوكسين ؛ وهى ثمار خالية من البذور الحقيقية . ولكن البذور المتكونة كانت عقيمة ، خالية من الأجنة فى شكل تراكيب تشبه البذرة .

ومن الجدير بالذكر ، أن هناك بعض أنواع من النباتات ، ليس لها القدرة على إنتاج بذور حية ، فى الطبيعة ، أو أن فرصتها على البقاء ، و الإحتفاظ بحيويتها ضعيفة ، وهى تتكاثر خضرياً ، فى الطبيعة ، لأهميتها الاقتصادية . ومثل هذه الأنواع ، تنتج ، طبيعياً ، ثماراً بكرية ؛ مثل بعض أنواع الموز ، والأناناس ، والبرتقال . وقد وجد أن مبايض هذه الأنواع ، تحتوى على كمية كبيرة من الأوكسينات ، أكبر بكثير مما هو موجود فى الأنواع البذرية . وربما يكون ذلك هو السبب فى تكوين ثمارها بكريا ، دون حاجة إلى تلقيح أو إخصاب . وتنشأ مثل هذه الأنواع اللابذرية الطبيعية ، كطفرات ، أو قد تكون قد نشأت بالتهجين الطبيعى بين أفرادها الرباعية ، وثنائية الصبغيات ، فتكونت طفرات ثلاثية الصبغيات العقيمة ، لا تستطيع إنتاج بذور حقيقية ، وهو صنع الله الذى أتقن كل شىء .

مما سبق يتبين إمكانية إستخدام الأوكسينات لإحداث العقد البكرى ، فى كثير من النباتات . فما هو الغرض من ذلك ؟

ولعل أهم الأغراض التى من أجلها يميل البعض لإنتاج ثمار بكرية بإستخدام الأوكسينات ، ما يلى :

١- التغلب على الأثر الضار لإنخفاض درجة الحرارة ، فى المناطق المعرضة لذلك ، حيث تسبب درجة الحرارة المنخفضة تلف البويضات .

٢- إستغلال الأصناف النباتية ذات العقم الذاتى إقتصادياً .

فقد أمكن إحداث عقد للثمار ، بنسبة تتراوح بين ٥٤ – ٦٩ % ، فى صنف خوخ عقيم ذاتياً ، بالرش بملح بوتاسى لحمض الجبريليك ، وبتركيز ٢٥٠ جزء فى المليون . كما أمكن إنتاج ثمار عاقدة ذاتيا ، لبعض أصناف الكريز ، بإستخدام

الرش بمخلوط من حمض الجبريليك ومركب 2,4 Dichloro phenoxy acetyl methionine .

٣- إنتاج ثمار خالية من البذور لإرتفاع قيمتها الإقتصادية .

٤- التبكير فى النضج ، فالثمار البكرية تنضج مبكراً ، عن الثمار البذرية ، بحوالى أسبوع أو أكثر ، مضيفاً إليها قيمة إقتصادية هامة .

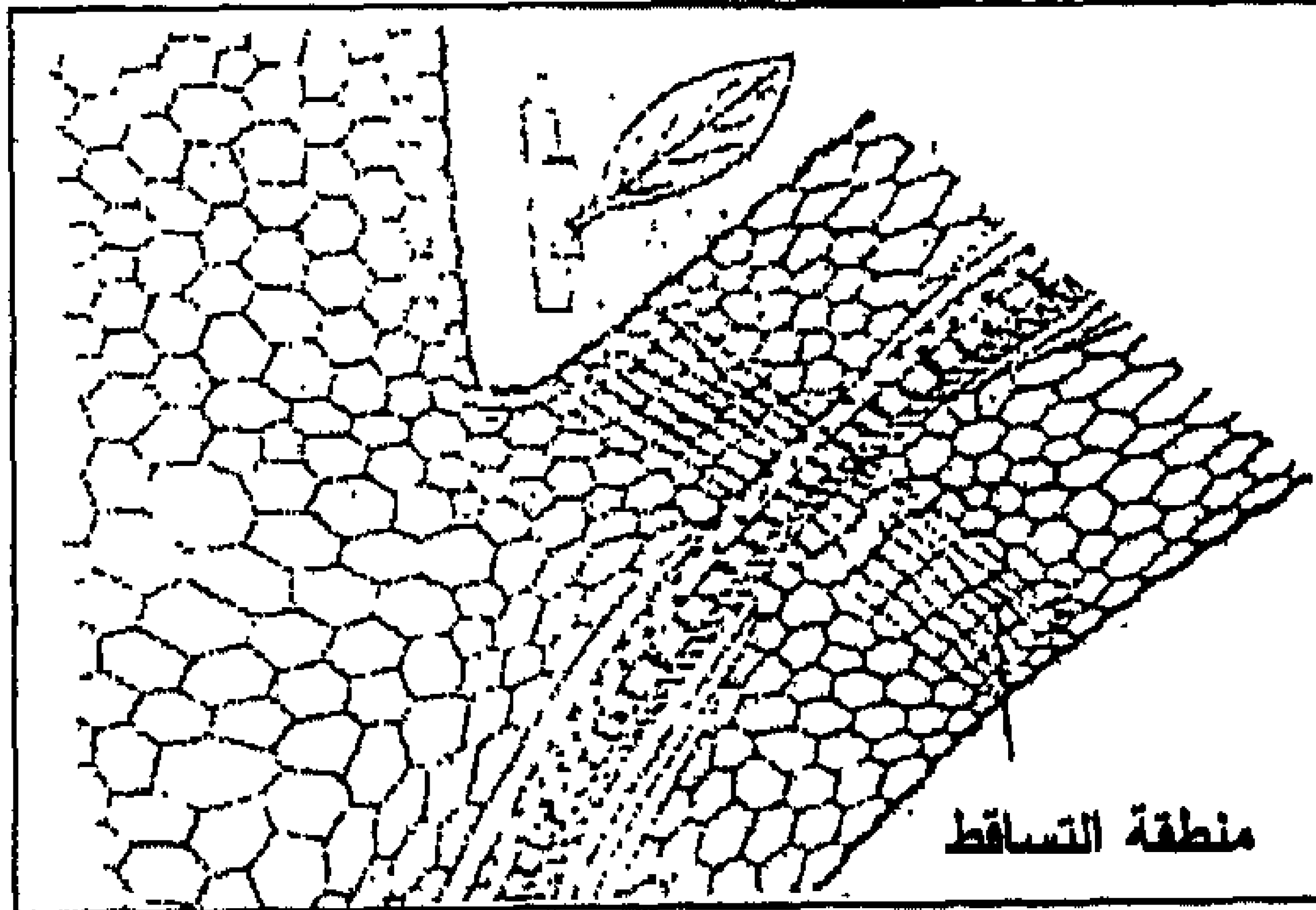
ومن الجدير بالذكر ، أن الثمار العاقدة بكرياً تكون عادة أقل قطراً ، وأكبر طولاً من الثمار البذرية .

ثانى عشر : التساقط Abscission

فى معظم النباتات ثنائية الفلقة ، يمكن مشاهدة تساقط بعض الأعضاء النباتية بسهولة ، فى الأشجار ، والشجيرات ، متساقطة الأوراق ، خلال فصل الخريف . كما يمكن مشاهدة إنفصال ، وتساقط ، الأوراق المسنة ، فى مرحلة الشيخوخة ، فى الأشجار مستديمة الخضرة ، ويتكون بدلا عنها أوراقاً فتية جديدة ، خلال العام ، تبقى متصلة بالنبات الأم ، ولا تسقط ، إلا عند وصولها إلى مرحلة الشيخوخة .

و فى كل من القرعيات ، ونباتات أحادية الفلقة ، لا تنفصل الأوراق المسنة ، ولا تسقط مطلقاً ، ولكنها قد تنكمش ، وتجف ، أو تبقى مثبتة على النبات الأم .

وتبدأ تساقط الأوراق ، أو الثمار ، بتكوين منطقة الإنفصال والسقوط ، وتميزها تشريحياً ، عن باقى تركيب جسم النبات ، وذلك عند نقطة إتصال العضو النباتى بالساق كما فى الشكل .



رسم تخطيطى يوضح قطاع طولى فى الساق والعنق موضحا منطقة التساقط

وتشاهد منطقة الإنفصال ، والتساقط ، كمنطقة ضعيفة ، متخصرة ، عديمة اللون ، تتكون من طبقات خلوية ، قليلة العديد ، خلاياها منتظمة الشكل ، مندمجة ، أو منضغطة ، كثيفة السيتوبلازم ، غنية فى محتواها النشوى ، وهى ذات جدر رقيقة . ويبدأ تكوين منطقة التساقط بنشاط فسيولوجي واضح فى خلايا منطقة السقوط ، تتلخص فى سد أوعية الخشب بالتليوزات Tyloses ، ثم إفراز إنزيمات التحليل المائى ، الخاصة بتحليل مواد الجدار من السليلوز ، والبكتيين ، فتتحلل الصفيحة الوسطى ، وجدر خلايا هذه الطبقة ، وتنفصل الخلايا ، وتتفكك ، وتضعف نقطة إتصالها بالنبات الأم ، ثم تنفصل الورقة ، أو الثمرة ، عن النبات ، وتسقط بفعل الجاذبية الأرضية ، تاركة أثراً يدل عليها بشكل ندب ورقية، أو برعمية ، أو ثمرية ، أو بشكل ندب حراشيف البراعم ، إضافة لندب الحزم الوعائية ، بإختلاف العضو النباتى الساقط .

وبسقوط الورقة أو الثمرة . تتكون الندب الورقية أوالثمرية ، على الترتيب . وتعاود خلايا القشرة ، عند الندب ، قدرتها على الإنقسام ، ويتكون الكامبيوم الفلينى . الذى سرعان ما تنقسم خلاياه ، مكونا نسيج البريدرم الواق ، حيث القشرة الثانوية الداخل ، والفلين للخارج ، ويترسب السوبرين والصموغ ، وغيرهما من المركبات الثانوية ، على الندب ، لحماية الأنسجة الداخلية ، من تأثير العوامل الخارجية .

وقد تنفصل الأعضاء البنائية ، عن النبات الأم ، عند منطقة الإنفصال بتمام نضجها ، كما فى الثمار ، والأوراق المسنة ، كما قد تنفصل وهى مازالت غير ناضجة ، كما فى ثمار المانجو ، والقطن . وقد تتكون منطقة الإنفصال مبكراً أثناء التطور ؛ كما فى الفاصوليا ، كما قد تنفصل الورقة الغضة عند قطعها ، أو مهاجمتها بالحشرات ، أو إصابتها ، عند قاعدة العضو المفصول ، بالأمراض .

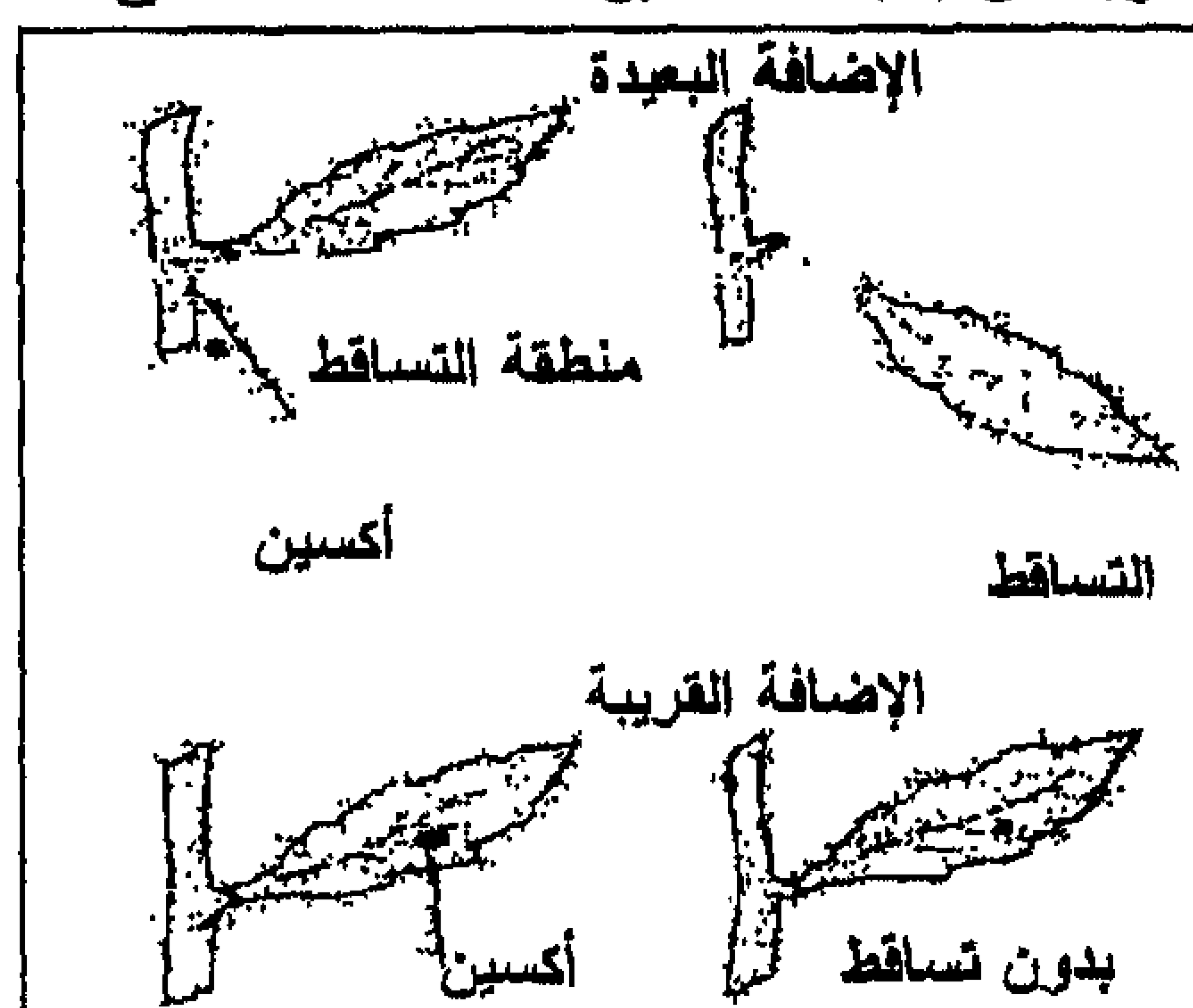
ويرجع تكوين طبقة الإنفصال ، إلى نقص تركيز الأوكسين عن الحد الأمثل اللازم للنمو ، وتوقف أو تناقص عملية إنتقال الأوكسين ، من قمة الورقة إلى قاعدتها ، مع تقدم العمر . وقد تأكد ذلك ، من التجارب العديدة التى أجريت فى هذا المجال ، نذكر منها :

١- إمكانية تأخير أو منع إنفصال الأوراق ، والثمار الناضجة ،عند معاملة نقطة إتصالهما بالساق ، بالأوكسين .

٢- وجد أن إنفصال ثمار التفاح ، غير الناضجة ، عن النبات الأم ، كان مطابقا مع المحتوى المنخفض من الأوكسين . وأمكن منع هذا التساقط ، برش النباتات بنفتالين إندول حمض الخليك .

٣- عند إزالة مصدر الأوكسين فى نبات الدخان (الأوراق) ، تبعه تساقط الأزهار عن النبات الأم . وأمكن بإستخدام الأوكسين IAA ، رشاً على النبات ، أن يحل محل الأوراق ، مصدر الأوكسين ، مانعاً تساقط الأزهار .

وقد يتبادر إلى الذهن الآن ، هل تجميع الأوكسين ضد تدرج تركيز الأوكسين ، عند قاعدة العضو المفصول ، هو المسئول عن إنفصاله ؟ أم كميته المطلقة ؟ . ويبدو أن الكمية المطلقة للأوكسين ، ليست هى المحددة للإنفصال ، ولكن الذى يحدد ذلك منحدر تركيز الأوكسين ، عند منطقة الإنفصال . فقد وجد أن إضافة الأوكسين ، إلى عنق الورقة ، المنزوعة النصل ، يمنع ، من ظهور طبقة الإنفصال ، وسقوط العنق ، إذا كانت الإضافة عند الطرف البعيد . والعكس صحيح ، فعند إضافة الأوكسين عند الطرف القريب ، من نقطة إتصال الورقة بالساق ، شجع ذلك من إنفصال ، وسقوط الأوراق ، وهو نفس الأثر المترتب على إضافة الأوكسين ، عند الطرفين القريب والبعيد ، كما يوضحه الشكل الآتى :



رسم تخطيطى يوضح تأثير مركز إضافة الأكسين على سقوط الأوراق

وعلى ذلك ، يمكن أن نقول ، إذا كانت كمية الأوكسين فى جانب الورقة ، أو الثمرة ، مرتفعة فى منطقة الإنفصال ، عنه فى جانب الساق ، يُمنع الإنفصال ، بينما يتم تشجيع الانفصال عندما يكون هذا المنحدر عكسياً . وإذا كان منحدر التركيز هاماً فى عملية الإنفصال ، فهل وقت ، أو زمن ، إضافة الأوكسين عامل مؤثر فى ذلك ؟ . قد يبدو ذلك صحيحاً ، فقد وجد أن إضافة الأوكسين مباشرة ، بعد إزالة نصل أوراق الفاصوليا ، والفول البلدى ، أدى إلى تأخير الإنفصال . أما إذا تأخر إضافة الأوكسين ، لحوالى ست ساعات ، أسرع من عملية الإنفصال .

مما سبق ، يتبين أن تدرج تركيز الأوكسين ، وزمن إضافته ، عاملان هامان فى التأخير ،أو الإسراع ، من عملية الانفصال ، لهذا ، إفترض كل من Leopold and Rubinstein (1964) أن عملية الانفصال تمر بمرحلتين ، أساسيتين ؛ **الأولى** ، يتم فيها تأخير طور الإنفصال ، إذا أضيف الأوكسين مباشرة . حيث يعمل الأوكسين على تثبيط نشاط ، أو يمنع تكوين ، إنزيمات تحليل الجدار الخلوى ، مائياً . إضافة لأثر الأوكسين فى الإسراع من هجرة ، وإنتقال العناصر المعدنية ، والأحماض الأمينية ، والنووية RNA ، والمواد الحيوية الأخرى ، من الأوراق ، قبل سقوطها ، إلى الأجزاء الأخرى ، فى جسم النبات ، لتحقيق أقصى استفادة حيوية للنبات منها . **والثانية** ، يتم فيها تشجيع عملية الإنفصال ، إذا أضيف الأوكسين متأخراً ، حيث يفقد نشاطه الفسيولوجى ، فلا يمكنها تثبيط نشاط أو تخليق إنزيمات السليوليز والبكتينيز .

أما الآلية التى يتم بها تحكم الأوكسين فى ذلك ، فهى غير معروفة تماماً ، كما قد يبدو ، أن الأوكسين ليس ، هو وحده ، المسئول عن تكوين طبقة الانفصال ، أو عدم تكونها ، فقد يشترك مع غيره من الهرمونات النباتية فى ذلك . ويفترض الكثيرون ، أن الجبرلينات ، وحمض الأبسبسيك ، والإيثلين ، تلعب دوراً هاماً فى التساقط .

***ثالث عشر* : الحركة والإحساس فى النبات**

بالرغم من أن حركة النبات مقيدة ، إلا أن بعض أعضائه تظهر حركات انتحائية Tropisms ، وهى إستجابات متباينة تجاه ، أو عكس إتجاه ، بعض المؤثرات البيئية الخارجية . ويرجع السبب فى ذلك ، إلى اختلاف معدل نمو أنسجتها على إختلاف تركيز الأوكسين بها ، كإستجابة مباشرة للمؤثر البيئى . فإذا كان المؤثر هو الضوء light ، عرفت هذه الحركة الانتحائية بالإنتحاء الضوئى Phototropism . وإذا كان المؤثر هو الجاذبية الأرضية gravity ، عرفت هذه الحركة الانتحائية بالإنتحاء الأرضى Geotropism . وإذا كان المؤثر هو الحرارة Temperature ، عرفت هذه الحركة الإنتحائية ، بالإنتحاء الحرارى Thermotropism . أما إذا كان المؤثر هو الماء water ، عرفت هذه الحركة الإنتحائية ، بالإنتحاء المائى Hydrotropism . وهكذا ، إذا كان المؤثر هو مادة كيماوية Chemical substance ، عرفت هذه الحركة الإنتحائية ، بالإنتحاء الكيماوى Chemotropism . وقد تتدلى أوراق بعض النباتات عند لمسها touch ، فتظهر إستجابتها إستحياءً من المؤثر اللمسى ، فتتدلى بعيداً عن المؤثر ، ويعرف هذا الإحساس الإستحيائى ، بالانتحاء اللمسى (Thigmotropism Nastism) .

وهكذا ، لا يتوقف تأثير الأوكسين ، فى حياة النبات ، على تنظيم معدل نموه ، بل يتعداه إلى تنظيم حركته وإحساسه ، بالمؤثرات البيئية الخارجة .

وأهم الإستجابات الظاهرة للمؤثرات البيئية ما يلى :

١- الإنتحاء الضوئى Phototropism :

إذا عرضت النباتات للضوء ، من جانب واحد ، كمؤثر ، إستجابت الساق ، وما تحمله من أوراق ، لهذا المؤثر الضوئى ، و تحركت بالإنحناء ، تجاه مصدر الضوء ، على إعتباره أنه موجب الإنتحاء الضوئى . على عكس الجذر ، الذى يتحرك بالإنحناء بعيداً عن مصدر الضوء ، على إعتباره سالب الإنتحاء الضوئى . وتختلف حركة الأعضاء النباتية تجاه ، أو عكس إتجاه ، الضوء ، بإختلاف شدة الإضاءة ، ونوع أطيافها . فالضوء المبهر ، شديد الإضاءة ، أقل أثراً من الضوء الباهت ، ضعيف الإضاءة . والأطياف الضوئية الزرقاء اللون (٤٤٥ نانومتر) أكثر تأثيراً على الإنتحاء الضوئى ، مقارنة بأطياف الأشعة فوق البنفسجية (٣٧٠ نانومتر) .

ولقد درس مؤثر الضوء ، بعناية ، على غمد الورقة الأولى فى نبات الشوفان ، والنجيليات الأخرى ، وكذا النباتات اليافعة ، والمسنة . ووجد أن قمة غمد الورقة هى الجزء النباتى الأكثر حساسية للضوء ، حيث يحدث الإنتحاء الضوئى ، تحت القمة مباشرة . ويرجع هذا الإنتحاء إلى إختلاف توزيع الأوكسين فى الأنسجة النباتية ، ووضع التفسير ذلك ، **عدة نظريات أهمها** :

١- أن الضوء يعمل على هجرة الأوكسين ، من الجانب المضىء ، إلى الجانب المظلم .

٢- أن الضوء يثبط تخليق الأوكسين ، فى الجانب المضىء ، عنه فى الجانب المظلم .

٣- أن الضوء يشجع تخليق إنزيم أكسيديز إندول حمض الخليك ، أو يزيد من درجة نشاطه ، مما يحفز من أكسدة الأوكسين ، فى الجانب المضىء .

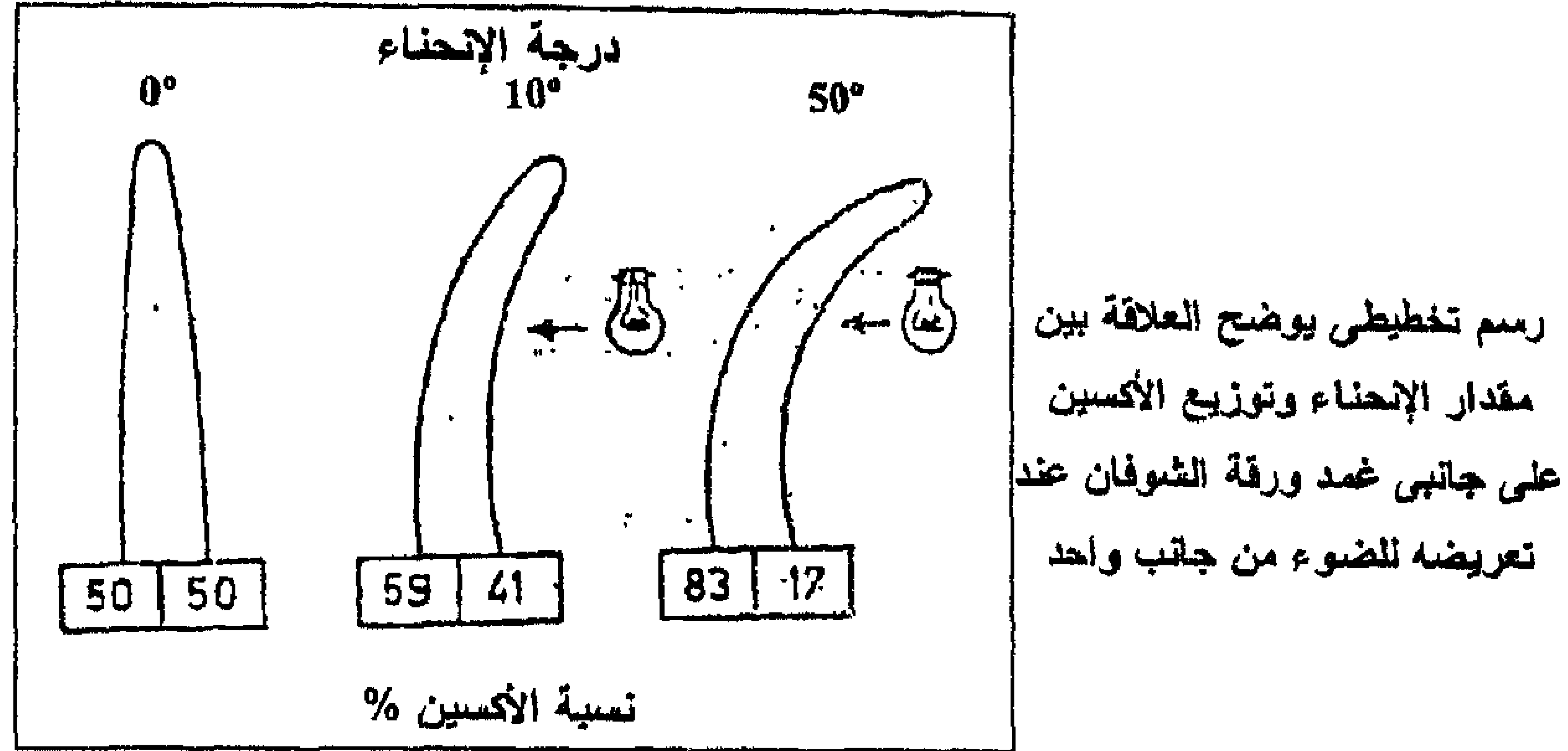
٤- أن الضوء يقلل من نشاط الأوكسين ، فى الجانب المضىء ، علاوة على نقص حساسية خلايا الجانب المضىء لتأثير الأوكسين .

وهذه النظريات مجتمعة ، أو منفردة ، مؤداها زيادة تركيز الأوكسين فى الجانب المظلم ، عن الجانب المضىء . وعلى ذلك ، يكون معدل إستطالة خلايا الجانب المظلم ، أكبر من الجانب المضىء . وهو الذى يترتب عليه ظهور الإستجابة الإنتحائية ، وتحرك الساق تجاه الضوء .

ومن المعلوم أن التركيز الأوكسينى المسبب لإستطالة الساق ، هو فى نفس الوقت ، تركيز مثبط لنمو خلايا الجذر ، فتستطيل خلايا الجذر ، فى الجانب المضىء ، بمعدل أكبر ، من خلايا الجانب المظلم ، فتستطيل الأولى ، بمعدل أكبر من الثانية ، ولذلك يظهر الإنتحاء الضوئى السالب للجذور .

وقد أكدت هذه النظريات الأربعة ، التجارب التى إستخدم فيها غمد ورقة الشوفان ، حيث تم تعريضها للضوء ، من جانب واحد ، وأستقبل الأوكسين المخلق ، فى مكعبات منفصلة ، من الآجار . ووجد أن الأوكسين المتجمع فى قطعة الآجار ، الموضوعة أسفل الجزء المظلم ، كانت تحتوى على ٨٣ % من الأوكسين الكلى ، بينما تجمع ١٧ % فقط ، فى مكب الآجار الموضوع أسفل الجزء المضىء . حسب

الشكل . وكان نمو الغمد مطابقاً لتركيز الأوكسين ، عند كل جانب . أما إغماد الأوراق النامية فى الظلام ، أو الضوء المنتشر ، فقد كان توزيع الأوكسين بها متساوياً (٥٠ % فى كل جانب) وإنعكس ذلك على النمو المنتظم دون إنتحاء ظاهر .



رسم تخطيطي يوضح العلاقة بين مقدار الإنحناء وتوزيع الأكسين على جانبى غمد ورقة الشوفان عند تعريضه للضوء من جانب واحد

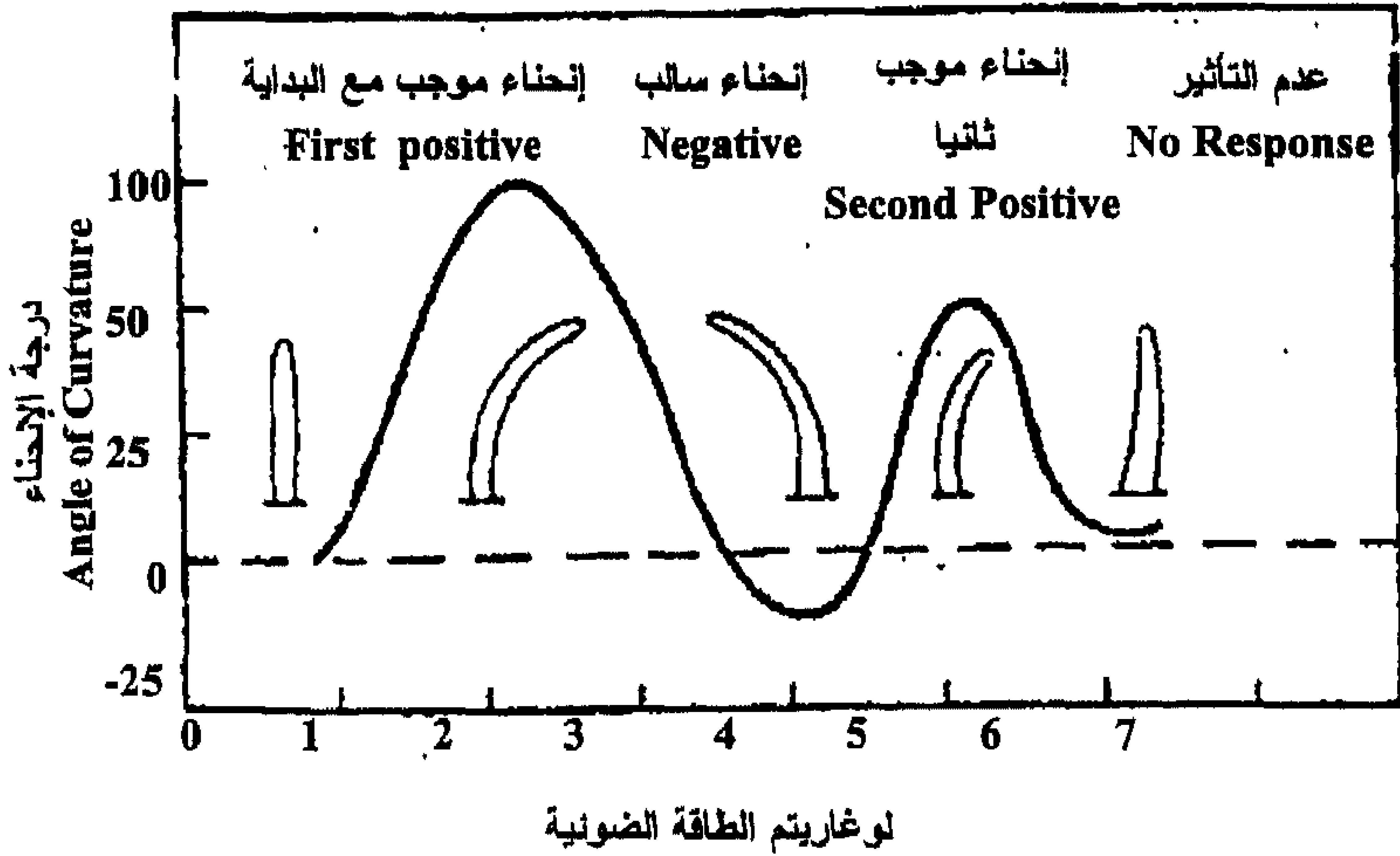
وقد جاءت أهم الإعتراضات على النظريات الأربع فيما يلى :

١- بفرض أن الضوء يعمل على هجرة الأوكسين ، وإنتقاله ، من الجانب المضىء إلى الجانب المظلم . فكيف يكمن تفسير هذا الإنتقال الجانبى ، وهو ميكانيكية معكوسة لإنتقال الأوكسين ، حيث ينتقل قطبياً أى قاعدياً ؟ . وكيف يمكن تفسير أثر الضوء فى ذلك ، وأن المسئول عن الإنتقال الجانبى هو الإختلافات الحيوية لخلايا نسيج الغمد نفسه ؟ . ومن ناحية أخرى ، إذا كان الضوء أحادى الجانب ، فإن الجانب المضىء يصبح سالب كهربياً ، بينما يكون الجانب المظلم موجب كهربياً . ومن المعلوم أن الأوكسين ينتقل من الجانب السالب إلى الموجب كهربياً . كما أن البعض قد لاحظ إنتقال الأوكسين من الجانب المضىء إلى الجانب المظلم ، قبل وجود إختلافات فى الجهد الكهربى بين الجانبين .

٢- بفرض أن الضوء يثبط تخليق الأوكسين ، فى الجانب المضىء ، لقمة الغمد ، التى يتكون فيها ، فكيف يمكن تفسير أثر الضوء المنشط فى تخليق الأوكسين ؟

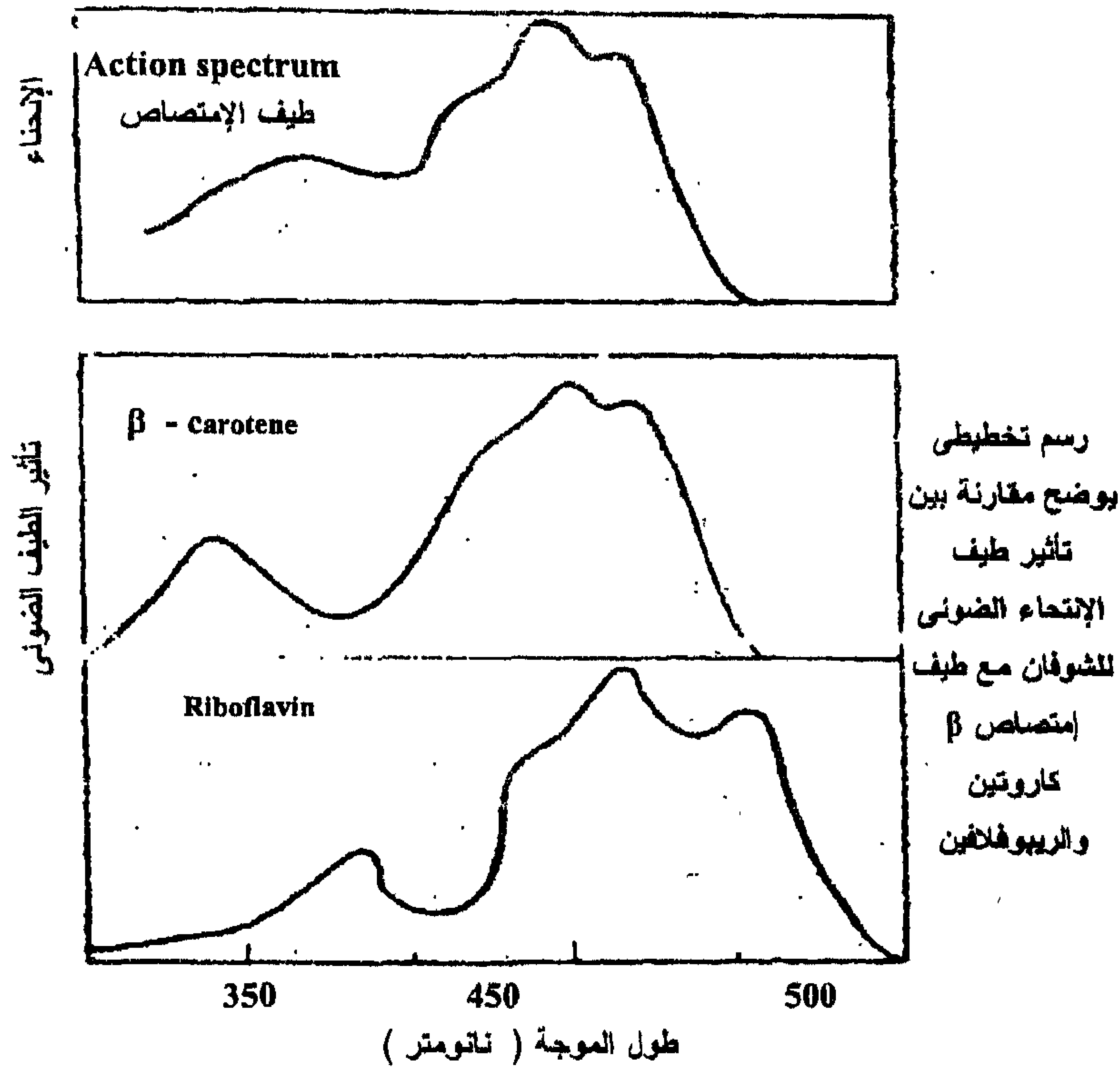
٣- بفرض أن الضوء يقلل من حساسية خلايا الجانب المضيء للأوكسين ، فكيف يمكن تفسير الإنتقال القاعدى للأوكسين فى الخلايا البازنكمية ، وهى الخلايا البالغة الحية للغمد ؟

٤- يعتقد البعض أن البروتوبلازم يعمل كحامل لجزيئات الأوكسين ، وينقلها من الطرف البعيد ، إلى الطرف القريب للخلايا ، وأن الضوء يحد ، أو يمنع ، من حركة البروتوبلازم . وعلى ذلك ، تكون كمية الأوكسين التى تنتقل فى الجانب المضيء أقل منها فى الجانب المظلم ، وهو الذى يسبب عدم التماثل فى تركيز الأوكسين ، فى خلايا الغمد ، وما يترتب عليه من اختلاف النمو أو الإستطالة المسببة للانحناء . كما يوضح الشكل الآتى :



شكل تخطيطى يوضح تأثير إختلاف الطاقة الضوئية على الإنتحاء الضوئى للغمد

٥- يرى البعض ، أن الصبغات الصفراء ؛ وخاصة الريبوفلافين والبيتاكارونين ، هى الصبغات المسئولة عن الإنتحاء الضوئى ، حيث أن طيف إمتصاصها يتطابق مع طيف إمتصاص الأطياف الزرقاء ، وهى الأكثر تأثيراً فى الإنتحاء الضوئى ، كما يوضحه الشكل التالى ، وأن هذه الصبغات تسبب عدم نشاط الأوكسين فى الجانب المضيء .



رسم تخطيطى يوضح مقارنة بين تأثير طيف الإنتحاء الضوئى للشوفان مع طيف إمتصاص β كاروتين والريبوفلافين

٦- إذا كانت النظريات السابقة صحيحة ، فكيف يمكن تفسير تساوى تركيز الأوكسين فى الجانب المضىء ، مع الجانب المظلم ، للعضو المنتحى ضوئيا ، فى كثير من النباتات ، خلاف غمد الريشة فى النجيليات .

٧- إذا كان الساق موجب الانتحاء الضوئى ، فكيف يمكن تفسير إنتحائه سلبياً نحو الظلام ، إذا تم تعريض الغمد لضوء شديد القوة ، و لفترة ضوئية طويلة نسبياً ، ثم يتكرر ذلك مع مرور الوقت .

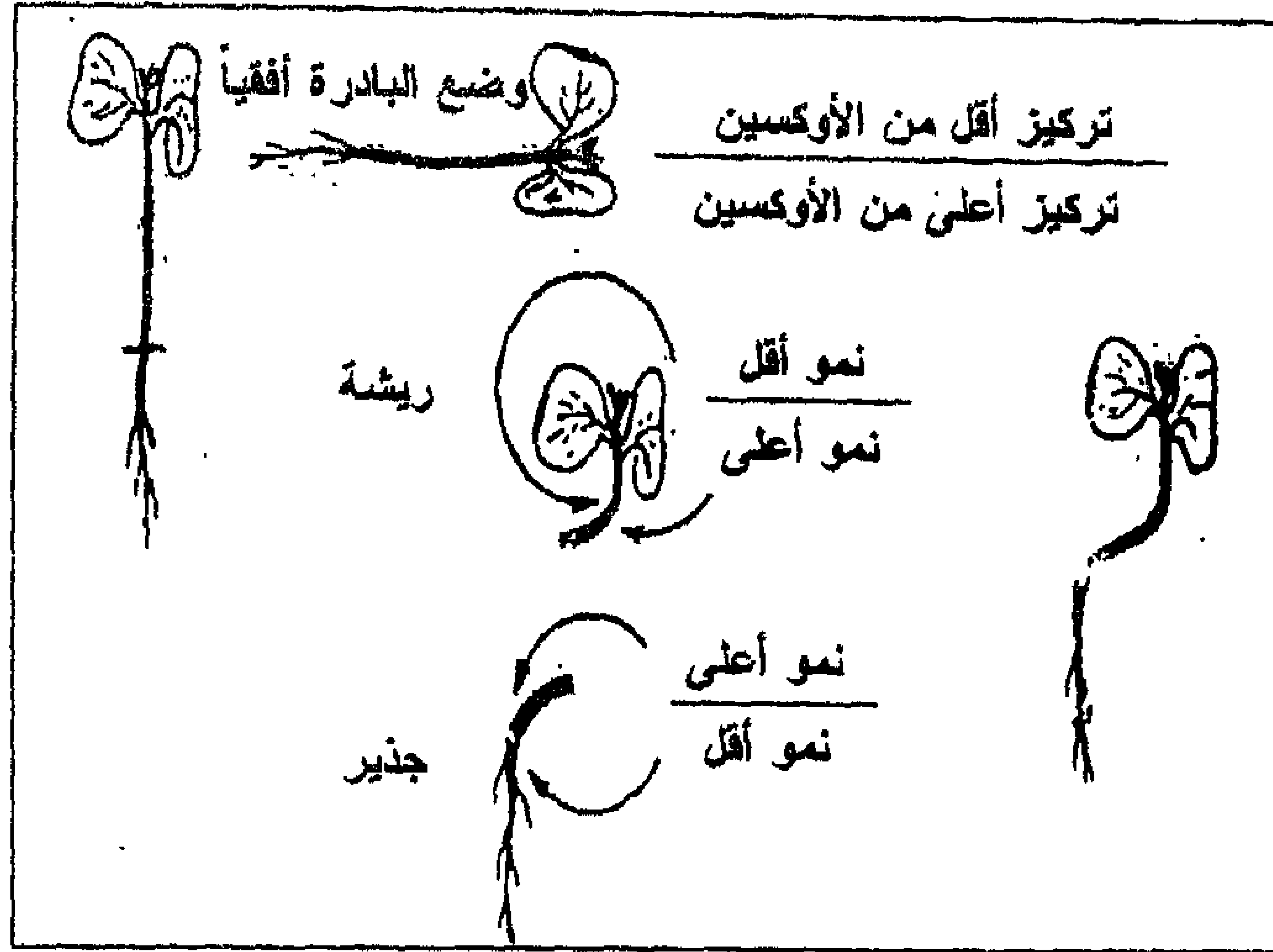
وعلى العموم ، سيظل الأوكسين لاعباً أساسياً ، فى هذه الآلية ، إلا أن ميكانيكية عمله ، فى الإنتحاء الضوئى ، ستظل مثاراً للجدل والنقاش ، بإختلاف الأنواع النباتية ، وتباين نوع وشدة الإضاءة الضوئية .

٢- الإنتحاء الأرضى Geotropism

وهو إستجابة النبات ، أو أعضائه المختلفة ، لمؤثر الجاذبية الأرضية . فالساق ، وما تحمله من أوراق ، سالبة الإنتحاء أو الجاذبية الأرضية . والجذر موجب الجاذبية الأرضية ؛ أى يتجه نحو مركز الأرض . ويبدو هذا جلياً عند إنبات البذور ، حيث تتجه الريشة ، بعد الإنبات بعيداً عن مركز الأرض ، على عكس الجذر ، تماماً ، كما يحدث عند وضع نبات ما أفقيا . وقد فسر ذلك ، بتجميع كمية كبيرة من الأوكسين فى الجانب السفلى ، مقارنة بالجانب العلوى . وقد يكون الإنتحاء الأرضى متعامدا diageotropic ؛ أى تنمو بزاوية قائمة على محور الجاذبية الأرضية ، كما يشاهد فى نمو الريزومات ، وهو أحد أنواع السوق الأرضية ، حيث تنمو أفرعها الجانبية ، الجذرية والساقية ، بشكل إنحناء جانبى يعرف بالانتحاء الجانبى .

ويرجع الإنتحاء الأرضى ، شأنه فى ذلك شأن الانتحاء الضوئى ، إلى التوزيع الغير منتظم للأوكسينات ، فى الأنسجة النباتية . مما يترتب عليه ، إختلاف معدل نمو أنسجتة . فالتركيز المنشط لنمو الساق ، والبرعم الطرفى ، هو نفسه تركيز مثبط لنمو البراعم الجانبية ، بدرجة كبيرة ، ويوقف ، أو يكبح ، نمو الجذور تماماً. وفى الحالتين ، تكون قمة الساق ، وقمة الجذر ، هى الأجزاء النباتية الحساسة للمؤثر .

وقد تأكد هذا الإعتقاد من إضافة الأوكسين المشع ، إلى قمة غمد الريشة ، فى بعض النجيليات ، التى وضعت أفقياً . فلوحظ تجمع الأوكسين المشع ، فى الجانب السفلى للبادرة ، بفعل الجاذبية الأرضية ، وبدرجة أكبر من الجانب العلوى . ولما كان التركيز المرتفع للأوكسين ، يعمل على نشاط وإستطالة خلايا الساق . وفى نفس الوقت ، يحد ، أو يكبح ، نمو خلايا الجذر ، فإن معدل نمو الجانب السفلى للساق ، يكون أكبر من معدله فى الجانب العلوى ، فتنحنى الريشة إلى أعلى . على عكس الجذر ، الذى يكون فيه معدل نمو الخلايا التى تحتوى على كمية أقل من الأوكسين ، أكبر من التى تحتوى على كمية أكبر من الأوكسين ، فينحنى الجذر نحو مركز الأرض كما فى الشكل (راجع المتطلبات المثلى لنمو الأعضاء النباتية المختلفة).



شكل تخطيطي يوضح الإنتحاء الموجب للجاذبية الأرضية في الجذير والسالب بالنسبة للريشة

ويؤيد ذلك ، أن تدوير بادرة نبات ما ، موضوعة أفقياً ، مثل الكوليس Coleos بإستخدام جهاز الكلينوستات ، يحول دون إنتحائها ، ويختفي تأثير الجاذبية الأرضية ، على الساق والجذر .

ويبقى السؤال هنا ، كيف يتم إنتقال الأوكسين قطبياً ، بفعل الجاذبية الأرضية ، عبر أنسجة وخلايا ، في وضع مغاير للإنتقال الطبيعي للأوكسين ، الذي يتم عبر أنسجة اللحاء ؟ وما هي آلية ذلك ؟ وما هي العوامل المؤثرة والمشاركة في ذلك ؟

قد يبدو أن فرق الجهد الكهروحيوي ، هو المسئول عن إنتقال الأوكسين ، خلال الأنسجة العرضية ، قطبياً . حيث يكون الجانب السفلي ، للعضو النباتي ، موجب كهربياً ، بينما يصبح الجانب العلوي سالب كهربياً . وقد قدر فرق الجهد هذا بحوالي ١٠ – ٦٠ ملي فولت . إلا أن البعض يرى ، أن هذا الفرق ما هو إلا نتيجة ، وليس سبباً ، لإنتقال الأوكسين .

ويرى آخرون ، أن سبب الإنتقال القطبي ، عبر الأنسجة العرضية ، قد يرجع إلى تكوين بلورات غنية في محتواها من النشا Statoliths ، وترسيبها على غشاء الخلية السفلي ، بفعل الجاذبية الأرضية ، في الجانب السفلي ، فتحد ، أو تقلل ، من نفاذية الأوكسين ، فيتجمع في خلايا الجانب السفلي بدرجة أكبر من الخلايا العلوية ،

ويترتب على التوزيع الغير متماثل للأوكسين ، إختلاف معدلات النمو لخلايا الجانبين كما أسلفنا . ويؤيد ذلك ، تكون هذه البلورّات في زمن يتوافق ، تماماً ، مع ظهور الانتحاء . إلا أن هذه النظرية تحتاج إلى الدليل القاطع ؛ نظراً لحدوث الإنتحاء دون تكوّن مثل هذه البلورّات ، فى بعض بادرات القمح ، المعامل بالجبريليين .

٣- الإنتحاء اللمسى Nastism

وهى إستجابة النبات ، أو أحد أعضائه ، لمؤثر اللمس ، أو الإحتكاك بشيء ما ، وبشكل يوحى بوجود إيقاعات داخلية . وجميع هذه الحركات حركات مستقلة ، ليس لها علاقة بتأثير العوامل الخارجية ، وقد تشترك هذه العوامل فى ذلك . ومن أمثلة هذا النوع ، تدلى أوراق نبات الست مستحية عند ملامسة أوراقها ، وحركة وإلتفاف أوراق بعض الفراشيات والبقوليات ، أثناء الليل ، وتفتحها أثناء النهار ، وحركة الجرات فى النباتات آكلة الحشرات ، عند ملامسة الحشرات ، وحركة الأوراق العلوية ، أو السفلية ، عند معاملتها بالرش بالكيماويات ، و تفتح البتلات الزهرية أثناء النهار ، وإنغلاقها أثناء الليل Thermonasty ، وكذا إلتفاف وحركة الأوراق العشبية ، الرعوية ، عند ملامستها حيوانات الرعى .

وجميع هذه الحركات تستمر بشكل روتينى ، حتى فى الظلام المستمر ، أو فى درجة الحرارة الثابتة . ولذا تعرف ، أحيانا ، بالحركة الخبيئة . وقد تكون مجملة ، أو مفصلة ، كأن يقال الحركة الكيماوية الخبيئة ، أو الحركة الحرارية الخبيئة ، أو الضوئية الخبيئة ، . . وهكذا طبقا لنوع المؤثر .

ويختلف الإنتحاء اللمسى ، عن الإنتحاءات الأخرى ، فى أن الأخيرة تحدث نتيجة للتوزيع الغير متماثل للأوكسين ، فى أنسجة العضو النباتى ، وما يترتب عليه من اختلاف معدل نمو خلاياه . أما الإنتحاء اللمسى ، فهو نتيجة لوجود تغيرات دورية ، بشكل إيقاعى ، ناتج عن تغير فى درجة إمتلاء الخلايا بالماء ، وهو الملاحظ ، مثلا ، فى حالة الذبول المؤقت للنبات . ويبدو أن التغيرات اليومية للمحتوى الأوكسينى ، ودرجة حساسية الخلايا لها ، قد تشترك فى ذلك .

ويرى عدد غير قليل من الباحثين ، أن خلايا النصل ، وليس العنق ، هى التى تلعب الدور الأكبر ، فى آلية الحركة الجانبية . ويؤيد ذلك عدم حدوث الإنتحاء اللمسى للأعناق عند إزالة أنصالها من البادرات المثبته على الكلينوستات ، ويعود الإنحناء عند إضافة الأوكسين IAA ، إلى طرف العنق المفصول عن النصل .

كما يبدو أن هناك آلية ما ، تكون مسئولة عن ترتيب الأوراق ، والأفرع ، جانبا ، على الساق الرئيسية للنبات . إلا أن آلية الحركة الجانبية للأوكسينات ، غير معروفة بالضبط ؛ حيث تظهر الأوراق إنتحاءً سالباً ، حتى عند معادلة تأثير الجاذبية الأرضية بإستخدام الكلينوستات .

رابع عشر **: المعايشة Symbiosis**

تلعب الأوكسينات دوراً هاماً فى العلاقة بين جذور النباتات البقولية ، وبكتيريا تثبت الأزوت الجوى . ويُعتقد أن بكتيريا الرايزوبيوم تفرز أكسينا ، فى منطقة نمو جذور مثل هذه النباتات ، يمكنها إستمالة الشعيرات الجذرية للبقوليات لها، فتخترقها البكتيريا ، حتى تصل إلى خلايا القشرة ، فتعاود بعض خلايا القشرة قدرتها على الإنقسام من جديد ، فتنقسم مكونة العقدة الجذرية .

وبنفس الطريقة ، تتم المعايشة بين معراة البذور ، وفطرة الميكورايزا ، فالأخيرة لابد وأن تفرز أوكسينات ، تحد ، أو تمنع ، من نمو جذور مثل هذه النباتات .

خامس عشر **: تكوين الكالوس**

تعتبر إضافة الأوكسنيات إلى بيئات مزارع الأنسجة ، ضرورية لتكشف وتكوين نسيج الكالوس من المنفصلات النباتية المستخدمة explants ، وهو ضرورى لإنقسام الخلايا وإستطالتها . ويتوقف حجم نمو نسيج الكالوس المتكون على درجة تركيز الأوكسين المستعمل ، ونوعه . ومن أمثلة ذلك ، وجد أن معاملة عنق ورقة نبات الفاصوليا ، بعد إزالة النصل ، بشحم اللانولين المضاف إليها ١ % IAA ، أدى إلى تكوين نسيج كالوس بشكل خلايا منتفخة ، صفراء اللون ، ناتجة عن الإنقسام السريع للخلايا البارنكمية ، فى منطقة النسيج الوعائى للعنق ، حيث إستعادت قدرتها على الإنقسام . كما وجد أن معاملة قاعدة عقل الجوافة بإندول حمض البيوتريك IBA بتركيز 500 ppm ، أدى إلى تنشيط تكوين الكالوس بسمك ٣ ملليمتر . وقد أصبح

الآن إستخدام الأوكسينات ، كمكون رئيسى فى بيئات زراعة الأنسجة النباتية ، أمر ضرورى ، لإنتاج شتلات الخضر ، والفاكهة ، والزينة .

سادس عشر : التطعيم Grafting

يعتمد نجاح عملية التطعيم ، بين الأصل والطعم ، على مدى قدرة كامبيوم كل من الأصل والطعم على تكوين كالوس ، ثم حدوث الإلتحام ، بتكوين كامبيوم جديد، فى منطقة الإلتحام ، يصل بين كامبيومى الأصل والطعم . ويتم الإتصال الوعائى بين الأصل والطعم بتكوين أنسجة وعائية من الخشب واللحاء . وقد إهتم الباحثين بإستخدام الأوكسينات مع التطعيم ، للمساعدة فى إلتئام الجروح ، وتشجيع حدوث الإلتحام ، وأصبح هذا الإستخدام من الأعمال الروتينية الآن ، فى كثير من محاصيل الفاكهة ، وخاصة الموالح والعنب . فقد وجد أن نقع الأصل والطعم فى محلول هرمونى من إندول حمض الخليك ، بتركيز 100 ppm ، قبل إجراء التطعيم ، شجع من تكوين الكالوس ، وحدوث الإلتحام بينهما . كما وجد أن معاملة منطقة التطعيم ، لكل من التفاح والبرقوق بشحم اللانولين ، المحتوى على تركيز 1000 جزء فى المليون من المركب الأوكسينى IAA ، أدت إلى تشجيع حدوث الإلتحام ، ورغم ذلك ، فشلت هذه المعاملة مع الكريز .

سابع عشر : علاج الجروح

من الملاحظات العامة تكوين نسيج الكالوس الجرحى ، على الأسطح المجروحة للنباتات ، وقد فسر ذلك بأن خلايا النسيج الجرحى تفرز مواد تنشط الحالة المرستيمية ، فى الخلايا القريبة من الجرح ، ولم تتعرض للتلف بعد . وقد تم التأكد من ذلك ، بعد إثبات إمكانية مستخلصات الخلايا المجروحة فى تنشيط الحالة المرستيمية عند إضافتها إلى الخلايا السليمة .

وقد تمكن البعض من فصل مركب ما ، من قرون الفاصوليا الخضراء ، أمكنه تنشيط الحالة المرستيمية للخلايا الحية البالغة ، كما أمكن معرفة تركيبه الكيماوى ، ووجد أن له صفة هرمونية ، وهو ذو سلسلة كربونية مستقيمة ، ثنائية الكربوكسيل $HOOC - CH = CH- (CH_2)_8 - COOH$ وأطلق عليه تجاوزاً Troumatic

acid . ويبدو أن هرمون الجروح هذا ذو تخصص مطلق ، أى يختص بإحداث أثره الفسيولوجى على الفاصوليا فقط . فعند إختبار هذا المركب وأثره على الإنقسام الخلوى لخلايا أنسجة نباتية عديدة ، خلاف الفاصوليا ، وجد أن تأثيره ضعيف ، أو معدوم ، فى هذا الشأن .

ولقد ثبت جزئياً ، أهمية إستخدام الأوكسينات لعلاج الجروح ، الناشئة عن عمليات التقليم ، فى الأشجار ، ومنع تلوثها بالكائنات الدقيقة الممرضة . ولعل أهم المعاملات المستخدمة فى علاج جروح أشجار الخوخ ، والبرقوق ، والتفاح ، والكمثرى ، والعنب ، بعد التقليم ، هو المعاملة بشحم اللانولين المحتوى على ١ % أوكسين IAA . وعند تجربة عدد من الأوكسينات المخلّقة على تكوين الكالوس ، وجد أن الجلوتاثيون glutathione كان له تأثير منشط فى علاج جروح نبات sugar marple . واستخدم النافثالين أسيتاميد NAD Naphthalene acetamide فى علاج جروح المشمس ، بينما فشلت التركيزات المختلفة ، من كل من إندول حمض البيوتريك IBA ، والنفثالين أسيتاميد NAD ، و 4,2 – داى كلوروفينوكسى حمض الخليك (2,4 D) فى علاج الجروح ، وهى تحتاج إلى مزيد من الدراسة .

ثامن عشر **: إستخدامات تطبيقية أخرى للأوكسينات :**

وهناك إستخدامات تطبيقية أخرى للأوكسينات ، بالإشتراك مع هرمونات أخرى ، لعل أهمها : مقاومة الحشائش – تربية وتقليم الأشجار – زيادة مقاومة الأشجار لإنخفاض درجة الحرارة ، وظروف الإجهاد الأخرى ، كسر طور السكون ، وهو ما سنعرضه فى حينه .

الفصل الحادى والعشرون

ميكانيكية عمل الأوكسين Auxin Action Mechanism

ميكانيكية عمل الأوكسين فى تنشيط النمو :

- إنقسام الخلايا – إستطالة الخلايا – الضغط الجدارى – تركيب الصفيحة الوسطى – مرونة وليونة الجدار الخلوى – تحولات الجدار الخلوى الغذائية – بناء وحدات الجدار الخلوى – هدم وحدات الجدار الخلوى – زيادة نفاذية الجدار الخلوى للماء .

– ميكانيكية تأثير الأوكسين على خفض الضغط الجدارى :

- تأثير الأوكسين على زيادة الضغط الأسموزى للخلية – تأثير الأوكسين على بناء الحمض النووى الريبوزى RNA وتخليق البروتين – آليات أخرى .

– ميكانيكية تأثير الأوكسين على إعاقة النمو :

- اقتراح Bustrom – اقتراح Foster – اقتراح Marions

الفصل الحادى والعشرون
ميكانيكية عمل الأوكسين
Auxin Action Mechanism

تكلمنا فى الفصل السابق عن بعض من أهم التأثيرات الفسيولوجية للأوكسين على تنشيط نمو النبات وإعاقته ، وهو ما يعرف بنمط التأثير Mode of action على النبات، أو أسلوبه ، وشكله ، وهيئته ، وهى التى تسبب تغيرات يمكن تقديرها ، وتمييزها ، فى السلوك الفسيولوجى ، والكيموحيوى للنبات . فماهية إذن ميكانيكية هذا النمط أو الأسلوب التأثيرى ، وشكله ، وآلياته المباشرة على هذا السلوك ؟

أولاً : ميكانيكية عمل الأوكسين فى تنشيط النمو

يرجع تأثير الأوكسين على تنشيط النمو إلى آليته ، المباشرة ، على إنقسام الخلايا ، وإستطالتها .

أ- إنقسام الخلايا :

لوحظ أن تأثير الأوكسين على إنقسام الخلايا ليس تأثيراً عاماً ، ولكنه محدداً ببعض الأنسجة النباتية فقط ، وليس جميعها ، ويكون هذا التأثير واضحاً فى خلايا نسيج الكامبيوم ، وهو مرستيم جانبى .

فمن المعروف أن نشاط خلايا الكامبيوم الطبيعى ، يبدأ مع فصل الربيع ، من كل عام حيث يبدأ معه النشاط والتفتح ، مبتدئاً من الأغصان القمية ، وممتداً على طول الجذع نحو قاعدته ، أى فى إتجاه قطبى تماماً مع حركة الأوكسين ، ويستمر هذا النشاط بعجلة ثابتة ، تتمشى مع سرعة حركة الأوكسين ؛ أى بمعدل قدم / يوم .

وحيث أن البراعم منتجة للأوكسين ، فإن معدل إنقسام الكامبيوم يكون مرتبط مع كمية الأوكسين الناتجة . والدليل على ذلك ، أنه عند معاملة نبات الكوليس

Coleus ، المطوش قمتها ، بالأوكسين الطبيعى IAA ، وجد أن عدد عناصر وحدات نسيج الخشب المتكونة تتناسب ، بدرجة أساسية ، مع تركيز الأوكسين المستخدم . كما وجد أن تعريض نسيج لحاء نبات الكوليس Coleus المقطوع بالأوكسين ، دفعه إلى الإلتحام . وقد أشارت العديد من التجارب إلى دور الأوكسين فى ذلك . كما وجد أن الأوكسين يساعد ، بل ينشط ، من لجننة خلايا الصنوبر الأبيض .

ويعتبر الأوكسين ، فى مزارع الأنسجة Tissue cultures ضرورى لإستمرار حياة النسيج ، وإنقسام خلاياه ، كما فى مزارع نسيج الكامبيوم فى الصفصاف ، حيث كانت كفاءته عالية فى ذلك .

وعلى العموم ، فقد وجد أن الأوكسين الصناعى المضاف ، يختلف تأثيره الفسيولوجى بإختلاف النباتات ، والتركيز المضاف ، ونوع النسيج النباتى والظروف التجريبية ، فقد ينشط إنقسام الخلايا فى البعض ، وفى البعض الآخر ، ينشط إستطالتها فقط . ويبدو من التجارب ، التى أجريت على نخاع الدخان ، فى مزارع الأنسجة ، أن الأكسين IAA ينشط من بناء وتخليق الحمض النووى الدى أوكسى ريبوزى DNA ، كما يشجع من الإنقسام الميتوزى لخلاياه ، بينما يشترك السيتوكينين فى الإنقسام الميتوزى ، ووجوده فى بيئة المزرعة أساسى لإنقسام النواة .

ب- إستطالة الخلايا

لاحظ Bonner قديماً ، أن إستعمال التركيزات المناسبة من الأوكسين IAA ، نشط من إستطالة خلايا قطاعات غمد الشوفان ، بدرجة وصلت إلى عشرة أضعاف طول القطاعات الغير معاملة . فما هى علاقة الأوكسين بإستطالة الخلايا ؟ وما هى ميكانيكية التأثير ؟

وتفترض النظريات الموضوعة بشأن تفسير ميكانيكية أو آلية عمل الأوكسين على إستطالة الخلايا ، أن يكون تأثير الأوكسين من خلال إحداثه لبعض التغيرات فى النظام الأسموزى للخلية . فيرى الكثيرون ، أن الأوكسين يزيد واحد أو أكثر أو ربما جميع الصفات الآتية : ١- الضغط الأسموزى للخلية . ٢- نفاذية جدار الخلية . ٣- بناء وتخليق مادة الجادر الخلوى . ٤- بناء الحمض النووى الريبوزى RNA

والبروتين الإنزيمى ، والتى بدورها تؤدى إلى زيادة مرونة الجدار الخلوى ، وخفض الضغط الجدارى .

وبوجه عام ، يمكن القول ، إنه لا توجد نظرية مرضية ، لشرح ميكانيكية عمل الأوكسين ، وآلياته في التأثير الأولى على إستطالة الخلية ، وتحفيز نموها . ولم يعرف على وجه الدقة ، كيفية أو آلية التأثير على مرونة وليونة جدر الخلايا ، وقوة إمتصاصها الأسموزية وضغطها الأسموزى ، أو حتى تأثيرها على تغيير معدلات التحول الغذائى ، والعمليات الفسيولوجية المتعددة الأخرى ، السابق الإشارة إليها . ويبدو أن علاقة الأوكسين بإستطالة الخلايا هي علاقات معقدة ، تلعب العلاقات المائية فيها الدور الأكبر ، و تحكمها ظاهرتى التشرب ، والإنتشار الغشائى . ومن خلالهما ، يكون التأثير على النظام الأسموزى للخلية . فهل تأثير العلاقات المائية هنا سبب أم نتيجة للأوكسين ؟

فالتشرب Imbibition خاصية طبيعية ، تعتمد على قابلية بعض المواد لإنفاذ وإنتشار الماء ، خلال مكوناتها ، مما يترتب عليه زيادتها فى الحجم ، وإنتفاخها . وهى فى الخلية الحية نوع من الغروانيات المحبة للمذيب ، والقادرة على تكون هلام من النوع المرن . ومن المعروف أن الخلية النباتية تحتوى على كثير من المواد القادرة على تشرب الماء ، بكميات كبيرة ؛ مثل السليلوز ، والبكتين ، والنشا ، والبروتين وغيرها . ويمكن إعتبار التشرب خاصية أساسها الإنتشار ، وخاضعة لقوانينه المعروفة ، إلا أن الخاصة الشعرية قد تشارك فى إحداث هذه الظاهرة . أما الماء المتشرب ، فيتم تجميعه على هيئة جزيئات منضغطة ، بشكل أغلفة مائية ، تحيط بالدقائق الغروانية ، وترتبط بها . فتنتفخ ، وينتج عن ذلك ضغطاً ، هو ضغط التشرب . وقد يرجع التسرب إلى زيادة الضغط الإنتشارى للماء ، فى الوسط الخارجى عنه فى المادة المنتشرة ، وتستمر المادة فى التشرب ، حتى الاتزان ، وهو فى الخلايا الحية إتزان ديناميكى .

أما الإنتشار الغشائى أو الأسموزية Osmosis ، فهو إنتشار الماء والذائبات عبر أغشية شبة منفذة . ويحدد وجهته نقص الضغط الإنتشارى Diffusion Pressure Difficit لجزيئات الماء . وفى أى نظام أسموزى ، تتحرك جزيئات الماء بإستمرار

عبر الغشاء ، فى كلا الإتجاهين ، إلا أن عدد الجزيئات المنتشرة من جانب تكون أكبر من الجانب الآخر ، فى وحدة الزمن . وهو الذى يحدد صافى حركة جزيئات الماء ، من جانب لآخر ، عبر الغشاء الشبه منفذ . ويقف الإنتشار ، فى هذه الحالة ، ويحدث الاتزان الديناميكى ، رغم عدم تساوى تركيز الماء والأيونات على جانبى الغشاء ، نظراً لتوليد ضغط أسموزى للمحلول ، وهو أقصى ضغط يمكن أن ينشأ فى المحلول عند فصله عن المذيب النقى بغشاء شبه منفذ . ويعتمد هذا الضغط ، بصفة أساسية ، على تركيز المادة الذائبة فى المحلول ، ودرجة تأينها .

والخلية النباتية البالغة ، يمكن إعتبارها نظاماً أسموزياً ، عند وضعها فى محلول ما ، أو هى كذلك فعلاً ، فالسيتوبلازم بغشائية (التونوبلاست المحيط بالفجوة العصارية ، والإكتوبلاست المحيط للسيتوبلازم من الخارج) يمثل طبقات غشائية ، شبه منفذة ، متعددة الطبقات ، يفصل بين المحلول الخارجى ، وبين العصير الخلوى ، فى الفجوة العصارية (وهو محلول يحتوى على مواد ذائبة عديدة له جهد أسموزى) .

أما الجدار الخلوى ، فهو منفذ ، تماماً ، للماء والمواد الذائبة فيه ، يساهم ، بدرجة كبيرة ، فى خاصية التشرب . وفى هذا النظام الأسموزى الحيوى ، يلاحظ أن الضغط الإنتشارى للماء ، فى محلول العصير الخلوى ، يكون أقل بكثير من الضغط الإنتشارى للماء ، فى خارج الخلية . وعلى ذلك ، يكون صافى حركة الماء ، إلى داخل الخلية ، تجاه تناقص الضغط الانتشارى للماء ، أى تمتص الخلية النباتية الماء من الخارج، وهو إمتصاص نشط ، على حساب طاقة التنفس ، والتى يعبّر عنها بقوة الامتصاص الأسموزية Osmtic suction force . وهى تعادل الفرق بين الضغط الإنتشارى للماء فى الخارج ، عنه فى الداخل .

ونظراً لأن حجم الخلية يحده الجدار الخلوى من الخارج ، وهو جدار سليلوزى ذو مرونة محدودة للغاية ، فإن إمتلاء الخلية بالماء ، يتولد عنه ضغط الإمتلاء Turger pressure ، ويقابله ضغط الجدار الخلوى Wall pressure ، وهى ضغوط هيدروستاتيكية ، متساوية فى القوة ، ولكنهما متضادان فى الإتجاه . وتصبح الخلية فى حالة اتزان ديناميكى ، إذا أصبحت قوة إمتصاصها الأسموزية مساوية للصفر ، طبقاً

للعلاقة : قوة الإمتصاص الأسموزية = الضغط الأسموزى – الضغط الجدارى (ضغط الامتلاء) . فإذا كان الضغط الجدارى مساوياً للصفر ، تصبح قيمة الضغط الأسموزى للخلية ، مساوية لقوة الإمتصاص الأسموزية . إما إذا وضعت الخلية النباتية فى محلول خارجى ذو جهد أسموزى ، فإن قوة الإمتصاص الأسموزية للخلية ، سوف تنخفض ، طبيعياً ، بما قيمته الضغط الأسموزى للمحلول الخارجى ، حيث ينخفض الضغط الإنتشارى للماء طبقا للعلاقة :

قوة الإمتصاص الأسموزى للخلية = قوة الضغط الأسموزى – (الضغط الجدارى + ضغط المحلول الخارجى) .

ومن المعادلة ، يتبين أنه يمكن زيادة قوة الامتصاص الأسموزية للخلية ؛ أى زيادة محتواها المائى ، وحجم فجوتها ، وما يترتب عليه من زيادة إستطالتها ، أى نموها ، بخفض قيمه الضغط الجدارى لها ، أو زيادة قيمة الضغط الأسموزى لعصيرها الخلوى ، أو كليهما . وقد تشترك آليات آخرى فى هذا الشأن ، وهى آليات محتملة لمراكز تأثير و فعل الأوكسين .

أ- تأثير الأوكسين على الضغط الجدارى

Effects of Ausins on Wall Pressure

يمكن التأثير على الضغط الجدارى بتغيير أى من خواصه الفيزيقية، أو التركيبية ، أو من خلال التأثير على درجة مرونتة Elasticity و ليونته Plasticity . وقد درس ، بعناية ، أثر معاملة خلايا غمد ورقة الشوفان على صفات الجدار الإبتدائى ، ووجد أن مركز تأثير الأوكسين هو جدار الخلية ، حيث أدت المعاملة بالأوكسين إلى خفض قيمته الضغط الجدارى ، وهو الذى أدى إلى زيادة تمددها وإستطالتها ، كما أدت المعاملة إلى تغيير صفاته الفيزيقية ، من حيث انخفاض صلابته وزيادة ليونته ومرونته . كما لوحظ إنزلاق اللويفات الدقيقة للسيليلوز وإنتشارها خلال لويفات الجدار الكبيرة ، فأصبح الجدار أملساً ، بعد أن كان محبباً ، نتيجة لترسب لويفات السليلوز فيه دون نظام . كما أصبح الجدار قادراً على تشرب وإمتصاص الماء

بكمية أكبر ، مقارنة بجدر الخلايا الغير معاملة . وهى صفات تساعد على تمددها ، واستطالتها ، طبقا للمعادلة السابق الإشارة إليها .

ومع ذلك ، لم يلاحظ أى تغيرات واضحة فى صفات الجدار التركيبية . فظلت مكوناته هى لويفات السليلوز و الهيمى سليلوز والبكتين كما هى ، مع إعادة ترتيب وتجميع هذه الجزيئات بطريقة ما ، سمحت بظهور خصائص فيزيقية جديدة .

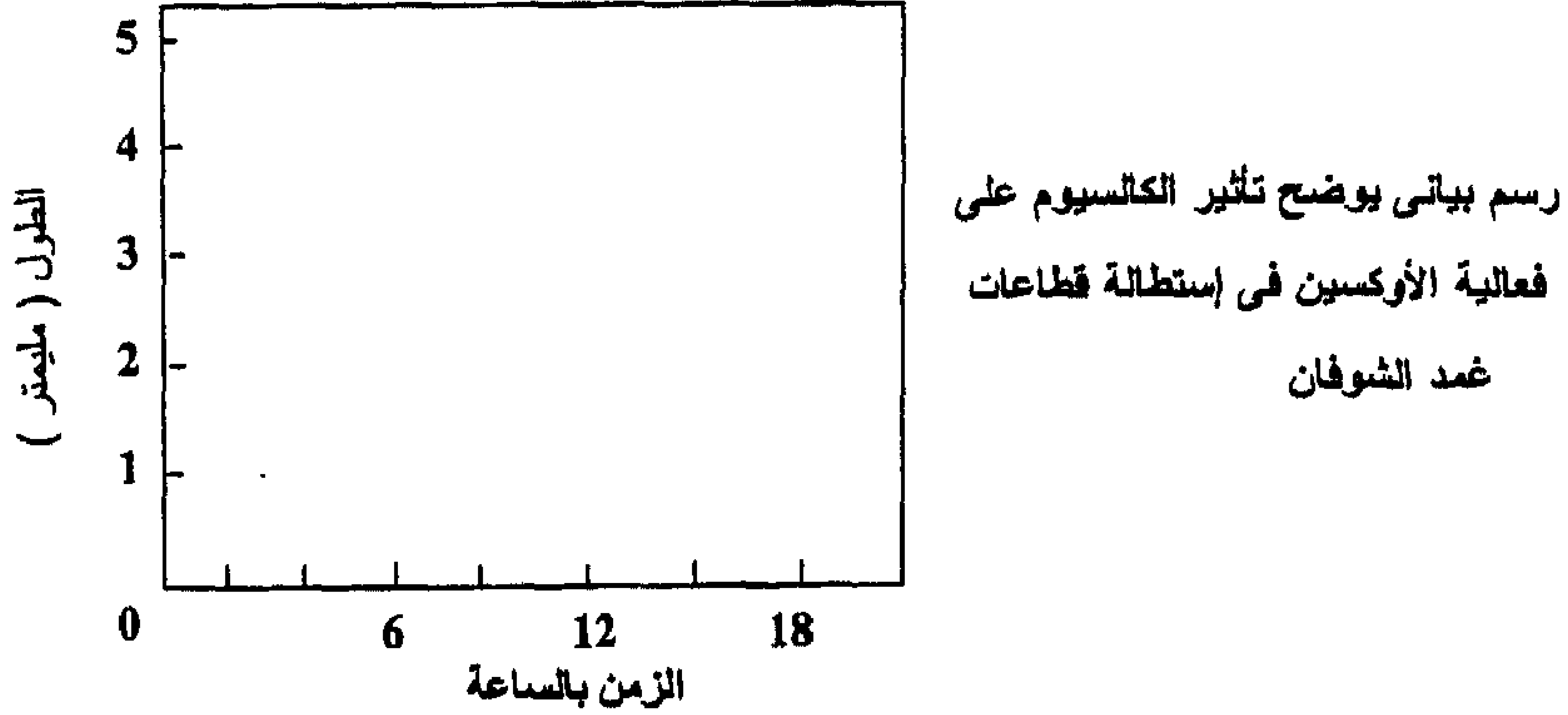
ويمكن تلخيص أهم تأثيرات الأوكسين على مكونات وصفات الجدار الخلوى فيما يلى :

١- التأثير المباشر على تركيب الصفحة الوسطى :

تتركب الصفيحة الوسطى من بكتات كالسيوم وماغنسيوم بنسب متزنة ، حيث تعطى الروابط الكيماوية لبكتات الكالسيوم صلابة الجدار الزائدة ، مما يترتب عليها ارتفاع قيمة الضغط الجدارى . بينما تعطى روابط مركبات الماغنسيوم الليونة الزائدة عن الحد ، خافضة بذلك قيمة الضغط الجدارى ، ووجودهما معا بنسب متزنة ، تكسب الجدار الخلوى صفتى المرونة ، أى التمدد العكسى ، والليونة ، اللازمين لنمو الخلايا الطبيعى .

وقد وجد أن معاملة غمد ورقة الشوفان بإندول حمض الخليك ، أو بالمادة المخلبية ، إيثلين داى أمين تترا حمض خليك EDTA ، أدت إلى نتائج مشابهة ، من حيث إستطالة الغمد . ورغم عدم معرفة مدى التشابه الوطيد بين الأوكسين والمواد المخلبية فى التأثير على إستطالة الخلايا . إلا أن هذا التأثير ، المتشابه ، قد فسّر على أن الأوكسين يعمل على تمخلب الكالسيوم Calcium chelation ، وتحويله إلى مركب قابل للذوبان . فتقل نسبة الكالسيوم ، مقارنة بنسبة الماغنسيوم ، فى تركيب الصفيحة الوسطى . ويكون ذلك لحساب نقص الضغط الجدارى ، وإرتفاع قوة الإمتصاص الأسموزية لخلايا الغمد ، ويزداد تمددها وحجمها ، و محتواها المائى . وهو ما يشاهد من إستطالة ونمو خلاياها نتيجة المعاملة . ويؤيد هذا الاقتراح ، نقص الأوكسين فى الغمد ، عند معاملته بالكالسيوم ، حسب الشكل الموضح أدناه . وأن نقص

الكالسيوم يستتبعه إتحاد الشق الميثيلى methyl radical مع حمض البكتيك ، ليكّون بكتات كالسيوم ؛ أى أن الأوكسين يمخلب أيون الكالسيوم وحمض ميثيليت البكتيك .



رسم بيانى يوضح تأثير الكالسيوم على فعالية الأوكسين فى إستطالة قطاعات غمد الشوفان

ويعترض الكثيرون على هذا الاقتراح للأسباب الآتية :

أ- إذا كانت المادة المخلبية EDTA تسبب إستطالة غمد ورقة الشوفان ، فإنها لا تسبب إستطالة خلايا نباتية أخرى .

ب-باستخدام الكالسيوم المرقم (المشع ^{45}Ca) فى محلول كلوريد الكالسيوم، وتحضينه مع غمد الريشة ، لوحظ إتحاده مع جدار الخلية بدرجة لا يمكن معها تخليبه عند استخدام المركب المخلبى EDTA ، أو حتى بإستخدام الأوكسين IAA .

جـ- أوضحت بعض الأدلة التجريبية أن إندول حمض الخليك لا يؤثر على إزالة روابط بكتات الكالسيوم من الصفيحة الوسطى فى جدر الخلية .

٢- التأثير المباشر على مرونة وليونة الجدار الخلوى Elasticity and Plasticity

يزيد الأوكسين من مرونة الجدار الخلوى وتمدده أو استطالته ، فالجدار الابتدائى للخلية يتركب ، كما هو معروف ، من ترسيب لويفات السليلوز الكبرى ، بطريقة عشوائية ودون نظام ، يسمح بمرور الماء والذائبات خلاله . أما اللويفات الصغرى ، فهى تترتب بشكل متعامد ، مع محور التمدد ، ليسمح بإستطالة الجدار الخلوى . وتتلخص آلية تأثير الأوكسين على زيدة مرونة الجدار (تمدد عكسى مرن) فى التواء اللويفات السليلوزية الكبيرة تحت تأثير الأوكسين ، فيتغير بالتبعية إتجاه

ترتيب اللويفات السليلوزية الصغيرة ، ثم يعود الجدار لطبيعته فور زوال المؤثر ، وهكذا .

ويرى البعض ، أن هذا التمدد المرن ، يصاحبه استطالة الجدار عادة ، وهى تأثيرات لا تأتى نتيجة تكسير الروابط الكيماوية ، بين اللويفات الكبيرة والصغيرة ، فلا يوجد ما يدل على وجود إتحاد كيماوى بينها ، كما أن القياسات التجريبية لدرجة المرونة ، والإستطالة ، أوضحت أن الأوكسين هو المسئول المباشر عن استطالة الخلايا ، وهى إستطالة غير عكسية ، بمعنى أن الخلايا التى إستطالت ، وزاد حجمها ، لا يمكنها الرجوع ، مرة أخرى ، لأحجامها الأصلية . أما تأثير الأوكسين على درجة المرونة (التمدد المرن) فهو تأثير ضعيف . ولا يمكن به تفسير كمية الإستطالة الكبيرة ، والملحوظة ، الناتجة عن المعاملة بالأوكسين .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن المعاملة بالأوكسين ، أدت إلى زيادة ليونة الجدار الخلوى . وهو تمدد غير عكسى ، يصاحب إستطالة الخلايا ، غالباً ، وإذا كانت المرونة لا تتأتى نتيجة تكسير الروابط الكيماوية بين لويفات السليلوز ، بعضها والبعض ، لعدم وجودها أصلاً ، فإن زيادة الليونة الناتجة عن فعل الأوكسين ، ربما ترجع إلى تحلل هذه اللويفات السليلوزية مائياً ، بفعل زيادة نشاط الإنزيمات المحللة ، أو تخليقها ، وزيادة كميتها ، بالإضافة إلى أثر الأوكسين فى زيادة درجة إرتباط ، وإلتصاق ، أو إلتحام جزيئات السليلوز ، المتكونة حديثا ، مع وحدات الجدار القديمة ، لدرجة تحول دون عكسية التمدد .

ويرى البعض ، أنه ليس من المعقول عدم وجود روابط كيماوية بين لويفات ، السليلوز المكونة للجدار الخلوى ، فهو أمر مشكوك فيه . ولذا فإن الأوكسين يعمل على تكسير الروابط الكيماوية ، إن وجدت بين لويفات السليلوز ، الكبرى والصغرى ، التى يتكون منها الجدار ، إضافة لتحليل مكوناتها مائياً .

٣- تحولات الجدار الخلوى الغذائية Cell wall Metabolism

وتشمل هذه التحولات تفاعلات بناء وهدم الجدار الخلوى .

أ- بناء وحدات الجدار الخلوى Cell wall synthesis :

أيدت التجارب التى إستخدام فيها الكربون المشع ، أن الأوكسين يعمل على إستطالة جدار الخلية ، مصحوباً بزيادة الوزن الجاف ، أثناء ، وخلال ، مرحلة

الإستطالة . فقد وجد أن لويفات السليلوز الدقيقة المتكونة ، والتى تحتوى على الكربون المشع . إنطمرت داخل لويفات السليلوز الكبيرة ، المكونة للجدار الأصلى ، وتخللتها . ومن الملاحظ أن هذه اللويفات الدقيقة المتكونة ، لم تترسب خارجياً على الجدار من الداخل . وهذا يعنى ، وجود جيوب بروتوبلازمية متخللة لثقوب الجدار الخلوى ، ربما تكون هى المسئولة عن تخليق السليلوز ، وهى مراكز نشطة فى ذلك . وعلى ذلك ، تكون وظيفة الجدار هى وظيفة تخليقيه ، إضافة لوظائفه الأخرى المعروفة . وقد أيد ذلك زيادة نشاط و تركيز إنزيم Sellulose synthetase الموجود بالجدار الخلوى ، تحت تأثير الأوكسين . كما يدعم الإعتقاد بعدم مسئولية البروتوبلاست فى ذلك .

وتشير العديد من الأبحاث ، أن المعاملة بالأوكسين تزيد من مكونات الجدار الخلوى ، مثل السليلوز والهيمى سليلوز فى سوق البسلة ، والبكتينات والهيمى سليلوز فى غمد بادرة الشوفان . ورغم ذلك ، فمن غير المعروف على وجه الدقة ، عما إذا كان هذا هو سبب الإستطالة أو أنه نتيجة لحدوثها .

كما لوحظ ، أيضاً ، أن تركيز الأوكسين الذى يسبب أعلى معدل للنمو ، هو نفسه التركيز الذى يعطى أعلى معدل للتنفس ، مما دعى الكثيرون إلى الإعتقاد بأن فاعلية الأوكسين فى بناء وحدات الجدار الخلوى تحدث فقط فى وجود التنفس ، وهو إعتقاد سبقهم به Bonner ، وأشار إليه قديماً ، عام 1923م .

وترجع أسباب التأثير المنشط للأوكسين على معدل التنفس إلى واحد ، أو أكثر من العوامل الآتية :

أ- زيادة كمية القرين الإنزيمى ADP ، وما يستتبعه من تنشيط عملية التنفس .

ب- إستهلاك الطاقة فى صورة جزيئات القرين ATP ، وهى طاقة لازمة لإستطالة الخلايا ، نتيجة المعاملة بالأوكسين ، وتدفع التنفس لزيادة معدله .

جـ- تنشيط بناء الحمض النووى الريبوزى RNA ، وتخليق البروتين ، وهى علميات حيوية تحتاج لطاقة الأكسدة .

د- تنشيط فعالية الإنزيمات ، وخاصة إنزيمات التنفس ، وهو العامل الأكثر إحتمالية.

ومن المعتقد كذلك ، أن الأوكسين ليس هو وحده المسئول عن تخليق مادة الجدار ، بل يشاركه فى ذلك هرمونات أخرى ، ولو أن الأوكسين هو صاحب التأثير المباشر فى هذا الشأن . ويرى الكثيرون ، أن تأثير الهرمونات ، فى ذلك ، ربما يرجع إلى تحفيز نشاط بعض الجينات الخاصة ، وتكوين نوع خاص من mRNA ، وبروتينات ، وإنزيمات أخرى ؛ أهمها الكتاليز ، والسكريز ، والأميليز ، والسيليوليز والبكتينيز ، وبكتين ميثيل إستريز وغيرها . وهى إنزيمات هامة ، تشترك فى تخليق مادة الجدار . وفى نفس الوقت ، هى المسئولة عن الإستجابة الفسيولوجية للأوكسينات ، وما يصاحبها من هرمونات أخرى ، وقد تأكد ذلك ، من إستخدام الفوسفور المشع ^{22}P فى تركيب الأوكسين ، وظهور الإشعاع فى تركيب RNA المتكون . ويبقى السؤال هنا هل تأثير الأوكسين فى تكوين مادة الجدار هو تأثير مباشر ، أو هو نتيجة ، وليس سبباً ، كتأثير ثانوى ؟ .

فقد تأكدت العلاقة المسببة للأوكسين فى تكوين الإنزيمات السابقة ، وتحفيز أنشطتها ،لأن منع ، أو إعاقة ، تخليق mRNA والبروتين ، يمنع ، بالتبعية ، إستطالة الخلايا الناتجة عن الأوكسين IAA . وأن المعاملة بالأوكسين فى النظم الحية تحفز ، كما قلنا ، من تخليق RNA والبروتينات ، كما يزيد من فرصة إتحاده ، وأن إستمرارية تكوّن RNA والبروتينات ، ليست ضرورية لإستمرارية استطالة الخلية لفترة من الزمن. ورغم أهمية ذلك فى الإستطالة ، إلا أن تأثيره ليس هو التأثير الأولى.

ب- هدم وحدات الجدار الخلوى Cell wall Brcakdown

ويتم هدم وحدات الجدار الخلوى انزيمياً ، بطريقة عكسية لمسار البناء والتخليق . فقد وجد ، أن المعاملة بالأوكسين تزيد من نشاط ، وتخليق ، بعض الإنزيمات المحللة لمادة الجدار ؛ أهمها ١) انزيم glucanase 3 ؛ وهو إنزيم يحفز من تحليل جزيئات الهيمى سليلوز ، عن طريق كسر الروابط الجلوكوسيدية ، الموجودة بين جزيئات السكر المكون للهيمى سليلوز فى الجدار ، فتقل صلابة الجدار ، ويحوله من الصورة المحببـــــــة الخشنة ، إلى الصورة الناعمة الملساء ، فيستطيل الجدار الخلوى . ٢) إنزيم Pectin methyl esterase ، فى أوراق الفاصوليا ، وخلايا نخاع الدخان ، وهو إنزيم يحفز من تحليل جزيئات البكتين إلى حمض البكتيك ،

وحمض الجلاكتويورونيك ، فيفقد الجدار صلابته . ٣) انزيم Cellulalse ؛ وهو إنزيم يحفز من تحليل لويفات السليلوز الدقيقة ، مائياً ، فى السويقة الجنينة العليا لبادرات البسلة. وينتج عن نشاط هذه الإنزيمات الثلاث ، زيادة ليونة جدار الخلية ، وفقد خشونته وتحببه ، وتحولّه إلى جدار أملس ناعم ، مع فقد الجدار لصلابته فتستطيل الخلايا .

ويرى المعترضون على هذا التفسير ، أن إستطالة الخلايا ، لابد وأن يرافقها رقة الجدار ، وإنخفاض سمكه ، وهو ما لا يحدث . حيث يظل الجدار سميكاً ، مع زيادة ليونته وإستطالته . إلا أنه يمكن الرد على هذا ، بأن تحليل مكونات الجدار ، يرافقها البناء المستمر للمكونات ، وكلا العمليتين البناء والهدم ، متلازمتين ، وينعزلان مكانياً فقط . فالبناء يلزم للمحافظة على سمك الجدار ، حيث يستمر خلال ، وأثناء ، التمدد والإستطالة .

٢- زيادة نفاذية الجدار الخلوى للماء

لوحظ أن المعاملة بالأوكسين تقلل من لزوجة السيتوبلازم ، لكثير من النباتات المختبرة . وقد أوحت هذه النتائج إلى الإعتقاد بأن الأوكسين يساعد ، أو يسبب ، تحلل بعض الجزيئات الحيوية النشطة ، بالجدار الخلوى ، وكذا بالسيتوبلازم ، فيسهل نفاذيتها عبر الغشاء السيتوبلازمى الداخلى ، إلى الفجوة العصارية ، فيرتفع الضغط الأسموزى للخلية ، مع إنخفاض الضغط الجدارى ؛ لزيادة مرونته . ويترتب على ذلك ، إرتفاع قيمة قوة الإمتصاص الأسموزى للخلايا ، وزيادة دخول الماء إليها .

ويلقى هذا الإقتراح (تأثير الأوكسين على زيادة نفاذية جدر الخلايا للماء) إعتراضاً من البعض . حيث لم يثبت أن نفاذية الماء عبر الخلايا تتأثر بالمعاملة بالأوكسين عند إستخدام الماء المشع .

٤- خفض الضغط الجدارى

هناك إتفاق عام بين الباحثين ، على أن تأثير الأوكسين على النمو يتم من خلال تأثيره على الجدار الخلوى نفسه ، بدرجة أكبر من تأثيره على الأسموزية . ودليلهم فى ذلك ، أن معاملة النسيج النباتى بالأوكسين ، فى ظروف غير ملائمة للنمو ، كظروف التبريد أو وضعه فى محلول زائد التركيز ، أو فى ظروف لاهوائية ، لا يوقف تأثيره على مادة الجدار ، رغم توقف نمو الخلايا . وإذا ما تم تعديل الظروف البيئية المحيطة

إلى ظروف ملائمة ، يعاود النسيج نموه . وإذا ما تم قياس معدل الإستطالة ، ومقارنتها بالنسيج الغير معامل ، يشاهد فروق معنوية واضحة . كما لوحظ أن معاملة بادرة الشوفان بالأوكسين IAA سبب زيادة فى الإنحناء الناتج عن المرونة الغير عكسية irriversible plasticity لجدار الخلية ، وهى تعادل التأثير المنشط للأوكسين على النمو .

ميكانيكيات تأثير الأوكسين المباشرة على خفض قيمة الضغط الجدارى

حيث أن الخلايا المرستيمية النامية الحديثة تلتصق مع بعضها البعض نتيجة إرتباط سلاسل البكتين مع أيونات الكالسيوم ، فقد أقترح أن يكون تأثير الأوكسين على الجدار من خلال آليته فى إزالة روابط الكالسيوم ، الموجودة بين سلاسل البكتين المرتبطة ، وهو ما يترتب عليه زيادة ليونة elasticity الجدار ، مشجعة حدوث النمو . ويرى آخرون ، أن هذا الإقتراح يجانبه الصواب ، فبإستخدام الكالسيوم المعلم ، أو المرقم ، لم يلاحظ تأثير الأوكسين فى فقد أو نقص كمية الكالسيوم المرقم الداخل فى تركيب الجدار ، أو حتى بإنتقاله من أحد مركبات البكتين . ومع هذا فقد ظل الإعتقاد بأن موضع تأثير الأوكسين ، هى روابط الكالسيوم مع بكتات جدر الخلايا هو الإعتقاد السائد ، حيث أن معاملة النسيج بالكالسيوم ، كان له تأثير معيق كبير على النمو، وخاصة من ناحية مرونة الجدار وليونته .

ومن ناحية أخرى ، يرى آخرون أن ميكانيكية تأثير الأوكسين على خفض الضغط الجدارى ، تكون من خلال تأثير الأوكسين على زيادة إنتاج الحمض النووى الريبوزى RNA ، المرتبط مع أيونات الكالسيوم . وبالتالى ، يكون التأثير من خلال تقليل فعالية الكالسيوم فى ربط الوحدات البكتينية ، المكونة للجدار الخلوى . ودليلهم فى ذلك ، زيادة ليونة الجدر الخلوية ، بدرجة كبيرة ، عند إضافة المركبات التى ترتبط مع الكالسيوم ، مثل حمض الأوكساليك ، وبعض المركبات المخلبية .

ومن النظريات الأخرى ، التى وضعت ، لتفسير آلية تأثير الأوكسين على خفض قيمة الضغط الجدارى ، تلك التى تفترض أن النظم الإنزيمية التى تدخل ، أو تساعد ، فى إزالة مجاميع الميثايل ، أو الكربوكسيل ، من سلاسل المركبات البكتينية، المكونة للجدار ، وهى مواضع إرتباط الكالسيوم بها ، وينعكس هذا الأثر على ليونة الجدر الخلوية ، حيث يتوقف تأثير الكالسيوم فى ربط مكونات جدار الخلية على

وجود مجاميع كربوكسيل حرة فى السلاسل البكتينية . ودليل هؤلاء ، المؤيدين لهذه النظرية ، أن الإنزيم المسبب لدخول مجاميع الميثايل للبكتينات ، غير معروف ، ولكن يوجد ما يشير إلى أن المعاملة بالأوكسين تسبب دخول مجاميع الميثايل من الحمض الأمينى ميثيونين Methionine إلى بكتات الكالسيوم والماغنسيوم ، المكونة للجدار الخلوى . وعلى هذا، يسود الإعتقاد بأن تأثير الأوكسين على ليونة الجدار فى الخلية ، إنما يرجع إلى تأثيره على عملية الميثلة Methylation . بالإضافة إلى ذلك ، فهناك من الأدلة التى تشير إلى أن الأوكسين يؤثر على تحولات وبناء البروتين وغيره من المركبات المؤثرة على الصفات التركيبية للجدر الخلوية ، فى الخلايا المرستيمية الحديثة .

ب – تأثير الأوكسين على الضغط الأسموزى

Effects of auxins on the osmotic pressure

لكل خلية نباتية ، حية ، بالغة ضغطاً أسموزياً ، هذا الضغط الأسموزى يتناسب طردياً ، مع درجة تركيز ، وعدد ، الأيونات المتجمعة فى الفجوة العصارية . وهى مواد متباينة ؛ تضم عناصر معدنية ، وأحماض عضوية ، وبعض من نواتج التخليق الضوئى ، كالسكريات . كما تضم بعض الصبغات النباتية ، وغيرها من المواد العضوية الذائبة فى الماء . وقد دُرس ، بعناية أثر الأوكسين على إمتصاص absorption وتراكم accumulation العناصر المعدنية ، ومعدل عملية التخليق الضوئى ، فى كثير من النباتات .

فقد وجد الكثيرون أن المعاملة بالأوكسين IAA ، تؤدى إلى زيادة مكونات العصير الخلوى من الأيونات المعدنية ، والجزيئات العضوية ، بدرجة يرتفع معها الضغط الأسموزى للخلايا بدرجة ملحوظة ، تختلف بإختلاف النباتات الواقعة تحت التجربة ، والظروف التجريبية لكل منها .

وإرتفاع الضغط الأسموزى للخلية من العوامل الهامة المؤثرة على إستطالة الخلايا أكثر منه عاملاً مسبباً . فمن الثابت أن مكونات العصير الخلوى تزداد بعد المعاملة بالأوكسين IAA ، وهو أحد جوانب تأثير الأوكسين على النمو ، من خلال التأثير على حفظ درجة إمتلاء الخلايا ، رغم مرونة وليونة جدرها الخلوية . ومن خلال التأثير على إمتصاص ونفاذ الماء إليها .

ومما يؤكد أهمية الضغط الأسموزى فى إستطالة الخلايا ، هو ما لوحظ من عدم إستجابة قطاعات غمد الشوفان للمعاملة بالأوكسين IAA ، عند وضعها فى محلول سوى التركيز . بينما إستجابت للمعاملة ، وزادت خلاياها فى الطول ، عند وضعها فى محاليل ناقصة التركيز . بالإضافة إلى ذلك ، فإن إستمرارية دخول الماء للخلية ، يترتب عليها تخفيف المكونات الأسموزية ، ويستمر ذلك حتى حدوث الإتزان المتغير .

ويمكن تلخيص أهم النتائج المتحصل عليها فى الآتى :

١- وجد أن المعاملة بأندول حمض الخليك ، تؤدى إلى زيادة معدل الإمتصاص والتراكم لأيونات البوتاسيوم K^+ والكلوريد Cl^- فى الفجوة العصارية ، لكثير من النباتات ، مسبباً إرتفاع قيمة الضغط الأسموزى للخلايا ، وزيادة قدرتها على إمتصاص الماء والنمو . وقد عزى ذلك ، إلى تأثير الأوكسين على زيادة معدل نفاذية الأغشية الخلوية .

ولو أن البعض يرى أن هذا التأثير ثانوى ، أى نتيجة وليس سبباً مباشراً . فمن الثابت أن الأوكسين يسبب تمدد وإستطالة الخلايا ، فيزداد حجمها ، كنتيجة طبيعية لإمتصاص الماء والذائبات . وهو ما يتولد عنه إنخفاض قيمة الضغط الأسموزى ، وليس العكس .

كما لوحظ أثر الأوكسين فى إستطالة الخلايا فى الماء الخالى من العناصر المعدنية . وعند إضافة الأخيرة ، للماء المقطر ، فى وجود الأوكسين ، ظهرت الزيادة فى الإستطالة والنمو بعد ١٥ دقيقة فقط . بينما ظهرت الزيادة فى تراكم الأيونات المعدنية accutution of ions بعد أكثر من ساعتين . وهو يدل على أن تجميع الأيونات ما هو إلا حدث ثانوى ، عارض . بينما التأثير الأول للأوكسين ، هو الإستطالة والنمو.

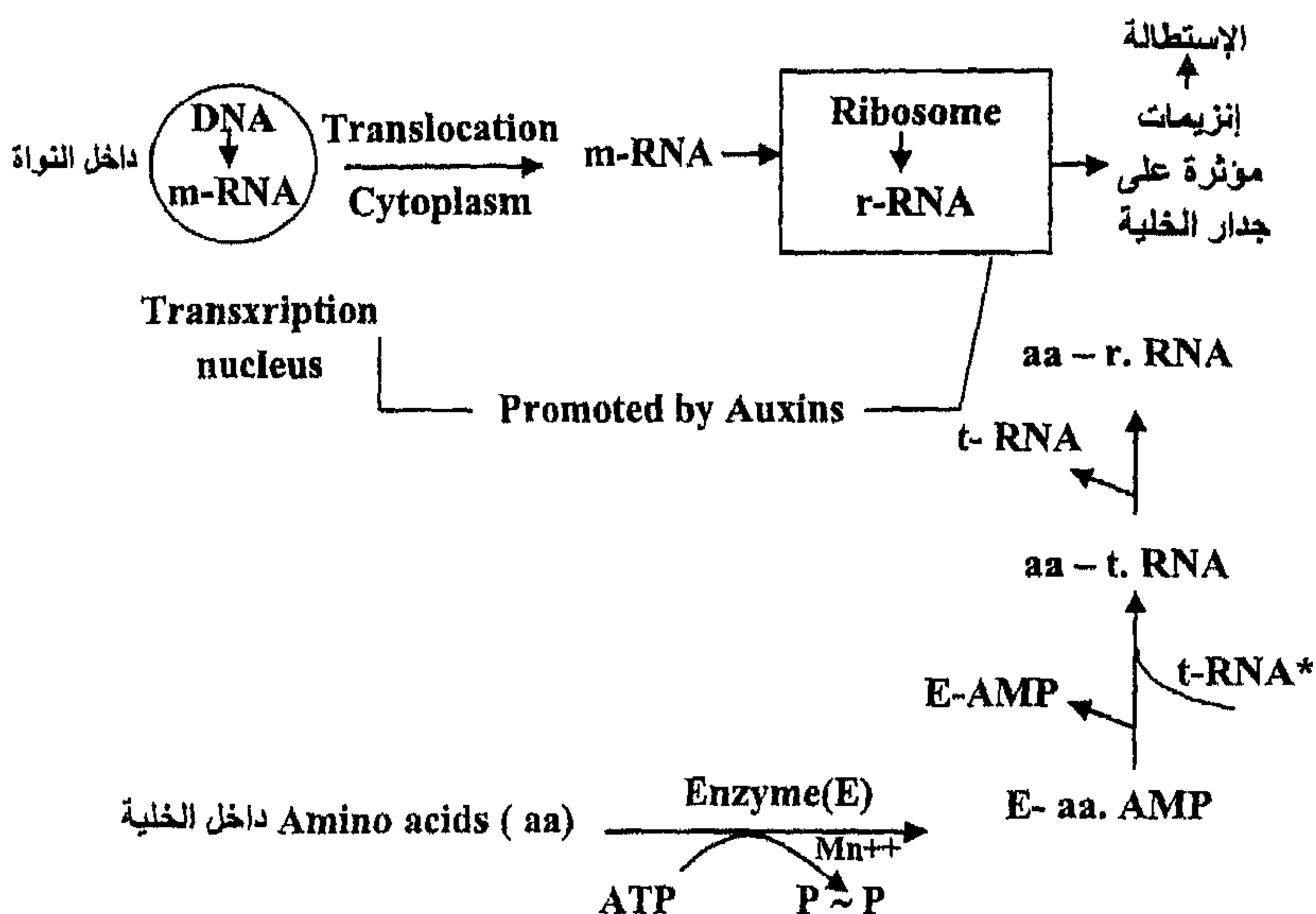
٢- أدت المعاملة بالأوكسين IAA إلى زيادة نشاط دورة الفسفرة الضوئية ، فى البلاستيدات المعزولة . كما أدت إلى زيادة معدل عملية التخليق الضوئى ، فى أوراق الفاصوليا . وقد لوحظ أثر ذلك فى تجميع مواد التخليق الضوئى acculation of photosynthetes بالخلية ، وزيادة ضغطها الأسموزى ، وما ترتب عليه من إمتصاص الماء ، وزيادة حجمها ، وتحفيز نموها ، وإستطالتها .

ويرى البعض أن تأثير الأوكسين فى زيادة وتجمع منتجات التخليق الضوئى ، وزيادة الضغط الأسموزى للخلايا ، ما هو إلا تأثير إضافى ، أيضاً ، تماماً مثل تجمع الأيونات . فالتأثير هنا ليس مباشراً . خاصة وأن معدل النمو ، فى الظلام ، يكون أكبر منه فى الضوء ، وقد يرجع البعض ، أثر الأوكسين فى زيادة معدل وتراكم منتجات التخليق الضوئى ، إلى تأثيره كمضاد للأكسدة antioxidant فى حماية صبغات التخليق الضوئى من الأكسدة الضوئية . أما السبب المباشر فى تأثير الأوكسين على تحفيز النمو ، وزيادة الإستطالة ، فربما يرجع ، بدرجة أكبر ، إلى التأثير على الجدار الخلوى ، كما أسلفنا ، أو قد يتم بآليات آخري .

جـ- تأثير الأوكسين على بناء الحمض النووى الريبوزى RNA ، وتخليق البروتين

أظهرت العديد من التجارب أهمية الاحماض الأمينية والبروتين كمواد أساسية لازمة لإستطالة أنسجة الساق وإمتداد الجدر الخلوية . وقد بينت الدراسات أنه يبدو وأن هناك علاقة وثيقة بين تأثير الأوكسين على الأحماض النووية والنمو ، وأن الاوكسين IAA يعطى تأثيره الفسيولوجى على المستوى الجينى . وقد أيدت التجارب الحديثة هذا الرأى ، وعلى ذلك ، فإن تنظيم النمو ، يرتبط مع بناء الأحماض النووية .

ويمكن توضيح العلاقة بين الأوكسينات والأحماض النووية بالرسم التخطيطى الآتى :



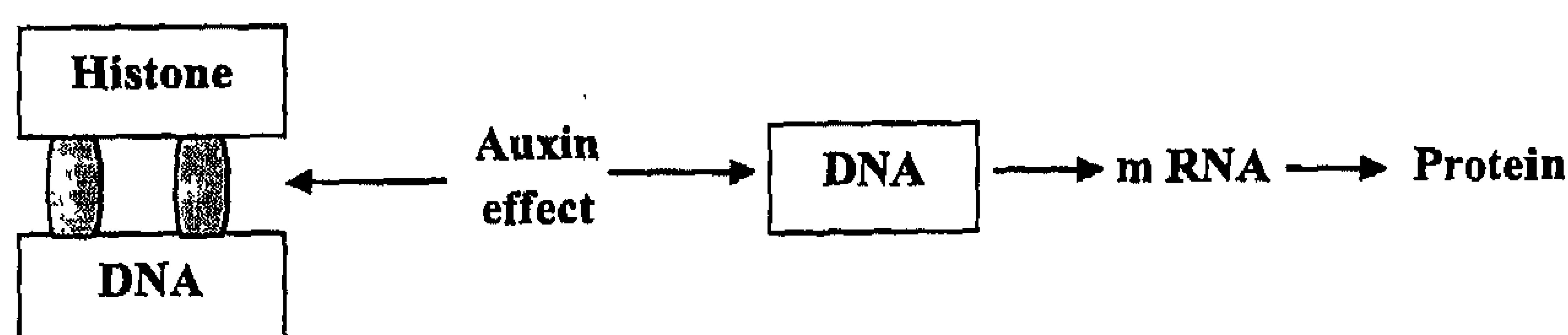
* الحمض النووى الموجود بالسيتوبلازم يتميز بإحتوائه على ٢٥ وحدة نيوكليوتيد فقط.

ومن الرسم التخطيطى ، يتبين أن التأثير الأولى للأوكسينات على إستطالة الجدار الخلوى ، يرتبط ، مع بناء الأحماض النووية ، ويرتبط إرتباطاً وثيقاً – أيضا – بالمستوى الجينى . وهو ما تم تأكيده بالعديد من التجارب . فقد وجد أن المعاملة بالأوكسين IAA أدت إلى تنشيط بناء حمض نووى ريبوزى RNA جديد ، كما أدت إلى تخليق بروتينات جديدة ، أمكن إثبات وجودها فى أنواع أنسجة نباتية مختلفة . كما وجد أن إستخدام المواد المعيقة لبناء الحمض النووى الريبوزى فى النواة RNA ، أو البروتين على الريبوسوم ، ترتبط بالأثر المنشط للأوكسين على مرونة الجدار وإستطالته .

ومن النظريات الهامة التى وضعت لتفسير آلية عمل الأوكسين ، هو أنه يعمل على إظهار الجينات الغير نشطة ، فى شكل الحمض النووى الدى أوكسى ريبوز DNA ، والذى يعمل كهيكل Temple بنائى لتخليق m-RNA . والذى بدوره ينشط تكوين واحد أو أكثر من الإنزيمات التى تزيد من ، أو تؤثر على ، مرونة جدر الخلايا. وكذلك تعمل على إدخال مواد جديدة إلى الجدار الخلوى . وبالتالى إمتداده ، وما يتبعه من كبر حجم الخلايا ، إذا وجدت كمية كافية من الماء ، أى كانت البيئة ناقصة الأسموزية .

ومن الملاحظ ، أن الوسط المرتفع الأسموزية ، سيؤدى بالقطع إلى إعاقة نمو وإستطالة الخلايا بتأثير الأسموزية المرتفع حول النسيج . ومع ذلك فقد لوحظ أن تأثير الأوكسين IAA يستمر فى تأثيره المنشط على مواد الجدار الخلوى ، حيث يمكن للخلايا أن تستأنف نموها وإستطالة جدرها ، إذا ما تم تعديل الوسط ، أو أزيل سبب إرتفاع الأسموزية حولها .

ويمكن توضيح آلية تفسير عمل الأوكسين فى الرسم التخطيطى الآتى :



ومن الملاحظ أيضاً ، أن جميع الخلايا النباتية تحتوى على أعداد كاملة من الحمض النووى الدى أوكسى ريبوزى DNA ، وهى من مميزات الكائن الحى ، إلا أن الجينات جميعها لا تكون نشطة ، فبعضها خامل . ومن هنا نشأت الإختلافات بين الخلايا وبعضها البعض ، والتى تحتوى على نفس العدد من الجينات . . ولما كان الجين الخامل ينشأ نتيجة إرتباط الحمض النووى الدى أوكسى ريبوزى DNA مع بروتين الهستون بشكل Nucleo histone ، فإن تأثير الأوكسين يتركز ، بصفة أساسية ، عند نقطة الإرتباط هذه ، حيث يعمل على تحرر الحمض النووى الدى أوكسى ريبوزى ، وفك إرتباطه مع الهستون ، فيظهر بتكشفة m-RNA وبروتين جديدين .

ومن الجدير بالذكر ، أن تأثير الأوكسين ، يظهر على النسيج المعامل بسرعة ، فيمكن ملاحظة تأثيره المنشط على زيادة معدل النمو ، خلال أقل من ربع الساعة ، وتأثيره على زيادة معدل التنفس ، خلال نصف الساعة ، أما الزيادة فى معدل حركة السيتوبلازم الإنسيابية الدائرية ، فنشاهد خلال دقيقتين ، فقط ، من المعاملة . وكذا نشاهد الأثر الفسيولوجى للمعاملة بالأوكسين على تثبيط معدل نمو الجذور ، وتقليل إستطالتها بسرعة . إلا أن تأثيره فى ذلك ، يعتبر تأثيراً غير مباشر ، حيث يرجع تأثير الأوكسين فى التثبيط ، فى هذه الحالة ، إلى إنتاج الإيثيلين المعيق لنمو الجذور .

د- آليات أخرى :

أثارت الإختلافات بين الباحثين بشأن حركات الأوكسين فى تحفيز الاستجابة Kinetics of auxins induced response ، وعما إذا كان تأثير الأوكسين على الاستطالة يرجع إلى تأثير أولى ، أم ثانوى ، أثارت هذه الاختلافات شكوكاً عديدة فى وجود آليات أخرى على خلاف تخليق ونشاط الإنزيمات المؤثرة على تركيب الجدار الخلوى . ورغما عن ذلك ، فلا توجد نظرية مرضية تكفى لشرح آلية التأثير الأولى للأوكسين على إستطالة الخلايا ، وتحفيز نموها .

فقد وجد أن معاملة غمد الورقة الأولى فى الشوفان بالأوكسين ، أدت مباشرة إلى إستطالة خلاياه بعد الإضافة مباشرة ، إذا كانت درجة الحرارة ٤٠ °م . فى حين لم تظهر الإستجابة ، الفورية ، للأوكسين ، عند درجة حرارة الصفر المئوى إلا بعد

حوالى ١٠ –١٥ دقيقة . وهذا يعنى ، أن تأثير الأوكسين على الإستطالة قد يكون فور دخوله مباشرة للنسيج الخلوى . فإذا كان تأثير الأوكسين على الإستطالة يتم من خلال تأثيره الأولى ، على تحفيز النشاط الانزيمى ، فلابد من وجود فاصل زمنى بين إضافة المؤثر ، وإستجابة النسيج . بشرط أن يسمح هذا الفاصل الزمنى بتخليق هذه الإنزيمات ، وتحفيز نشاطها . كما يجب أن يستمر تأثير الأوكسين لعدة ساعات ، حتى فى عدم وجود الأوكسين . إلا أن سحب الأوكسين من الغمد ، يفقد تأثيره خلال ٣٠ – ٤٠ دقيقة فقط . وعلى ذلك ، ساد الإعتقاد بوجود آليات أخرى ، خلاف آلية التأثير على النشاط الإنزيمى ، وأثره فى إستطالة الخلايا .

وأهم الآليات المقترحة لتأثيرات الأوكسين الفسيولوجية على الإستطالة ما يلى :

١– إفراز أيون الهيدروجين Hydrogen Ion Secretion :

وجد أن المحاليل المنظمة ، والحامضية لثانى أكسيد الكربون ، حتى درجة تركيز أيون هيدروجين ٣ –٤ ، ذات تأثير على إستطالة المواد المعاملة بها . وهى إستجابة فيزيائية ، سريعة لهذه المؤثرات ، حتى ولو كانت المواد المعاملة غير حية . كما لوحظ أن المعاملة بالأوكسين أدت إلى زيادة نشاط إنزيم RNA polymerase ، وهو ما يؤثر بالتبعية ، على عملية استنساخ الحمض النووى DNA ، وإحداث تغيرات نوعية ، وكمية فى تخليق الحمض النووى RNA ، وإفراز أيون الهيدروجين من الصفيحة الوسطى Plasmalemma ، بالجدار الخلوى وتفككه loos eningassis . وقد دعت هذه الملاحظات ، إلى الإعتقاد بأن تمدد الخلايا وإستطالتها ، تحت تأثير الأوكسينات ، قد يرجع إلى طبيعتها الحامضية . وهى نظرية لها ما يؤيدها من دلائل ، رغم ما بها من قصور . وقد تأيد ذلك ، من ملاحظة إفراز أيونات هيدروجين ، من أنسجة وخلايا غمد الريشة فى الشوفان ، والنجيليات الأخرى ، عند معاملتها باندول حمض الخليك IAA ، خلال ٢٠ دقيقة من المعاملة . وإنخفاض درجة تركيز أيون الهيدروجين فى الوسط إلى ٤ أو ٥ ، بدلا من الوسط الطبيعى ، عند بداية التجربة . كما درس تأثير الأوكسين على الشبكة الإندوبلازمية ، وأمكن ملاحظة وجود مواقع استقبال عليها Receptor sites لجزيئات الأوكسين ، ومنها – أى من هذه المواقع –

ينطلق أيونات الهيدروجين خلال السيتوبلازم ، أو من خلال أجسام جولجى ، حافظة بذلك درجة حموضة الوسط .

ومن المعروف ، أن الوسط الحامضى ينشط ، ويحفز ، إنزيمات الجدار الخلوى ، وهو ما يترتب عليه خفض قيمة الضغط الجدارى ، وزيادة مرونته ، وإرتفاع قيمة قوة الإمتصاص الأسموزية ، وما ينتج عن ذلك من إستطالة الخلايا وزيادة حجمها . ويؤيد ذلك ، أن معاملة غمد ورقة الشوفان ، والنجيليات الأخرى ، بإندول حمض الخليك ، فى وسط قاعدى ، لا يترتب عليه أى إستجابة فسيولوجية محفزة للنمو أو الإستطالة .

وأهم الاعتراضات على هذه النظرية ، هو عدم تطابق تأثير المحاليل الحامضية مع تأثير إندول حمض الخليك ، فى كثير من النباتات . فقد وجد ، على سبيل المثال ، أن هناك إستجابة فسيولوجية لتحفيز إستطالة ، ونمو ساق البسلة ، فى وجود الأوكسين ، خلال ١٥ دقيقة فقط ، وعدم استجابتها فى وجود المحاليل الحامضية الأخرى .

٢- وساطة الإيثلين Ethylen Mediation :

لوحظ وجود علاقة مباشرة ، بين كمية الإيثلين وتركيز الأوكسين فى أنسجة وخلايا جسم النبات . وقد دعت هذه الملاحظة ، إلى الإعتقاد بأن تأثير الأوكسين على إستطالة الخلايا ، وتحفيزه للعمليات الفسيولوجية الأخرى ، والمصاحبة ، هو تأثير غير مباشر ، يتم من خلال تخليق الإيثليين . وقد أيد هذا الإعتقاد العديد من التجارب أهمها :

أ- وجد أن معاملة بادرات الفاصوليا بالأوكسين ، أدى إلى تضاعف تصاعد غاز الإيثلين من النبات .

ب- بوضع بادرة الفاصوليا ، أفقياً ، وإخضاعها لمؤثر الجاذبية الأرضية ، يزيد تركيز الأوكسين فى خلايا الجانب السفلى ، ويكون ذلك مصاحباً بزيادة انتاج الإيثليين .

ج- عند تعريض بادرة الفاصوليا ، إلى الإضاءة من جانب واحد ، لوحظ هجرة الأوكسين ، من الجانب المضىء إلى الجانب المظلم ، و زيادة

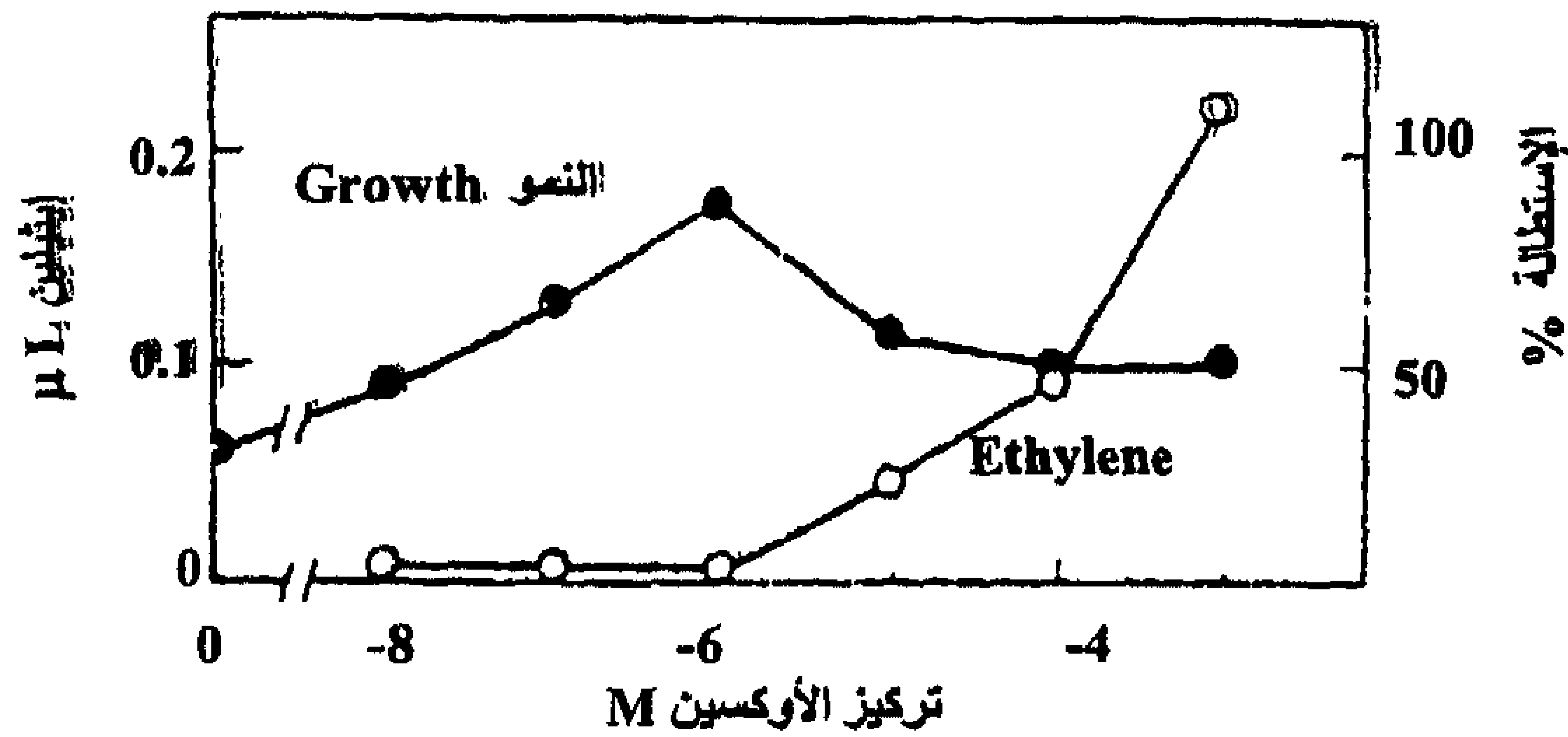
تركيزه فى هذا الجانب ، وكان ذلك مصاحباً ، أيضاً ، لزيادة تركيز غاز الإيثلين فى الجانب المظلم .

د- زيادة تركيز الأوكسين عن الحد الأمثل ، اللازم لنمو بادرات البسلة ، أدى إلى زيادة تركيز الإيثلين .

ه- معاملة نباتات الأناناس بالأوكسين NAA ، لتحفيز أزهارها ، كان مصاحباً لتصاعد غاز الإيثلين .

و- وجد أن مراكز تخليق الأوكسين ، مثل البراعم الطرفية ، هى أكبر المراكز لتخليق الإيثلين . والسلاميات القاعدية ، من الساق ، هى الأجزاء التى تحتوى على أقل كمية من الأوكسين ، وأقل كمية من الإيثلين أيضا .

ز- وجد أن هناك علاقة واضحة بين زيادة تركيز الإيثلين ونقص النمو ، ويوضح الشكل التالى نتائج أحد التجارب على قطع من سويقة تحت فلقية متقزمة من عباد الشمس .



رسم تخطيطى يوضح تأثير تركيز الأكسين على النمو وإنتاج الإيثيلين فى قطع من السويقة التحت فلقية المتقزمة لعباد الشمس

٣- النفاذية Permeability

أوضحت النتائج التى أجريت على دراسة نفاذية الأغشية الخلوية لخلايا بشرة البصل و *Rhoeo discolor* للماء ، فى وجود ، أو عدم وجود ، الأوكسين ، أن الأوكسين سبب نقصاً ملحوظاً فى معدل ، وكمية الماء ، الذى يمكنه النفاذ عبر هذه

الأغشية . وقد أبدى الكثيرون تحفظاً كبيراً على هذه النتائج . فإمتصاص الماء عملية فسيولوجية هامة ، لابد وأن يسبقها زيادة حجم الخلية ، أو إستطالتها . فكيف يمكن للأوكسين أن يسبب إستطالة الخلايا ، وهو فى نفس الوقت يحد ، أو يقلل ، من نفاذية أغشيتها للماء ؟. خاصة قد وجد أن الأوكسين يشجع من تخليق وترسيب مادة زيلوجلوكان Xyloglucan على الجدار الخلوى ، مسببة زيادة مرونة لويفات السيليلوز cellulose microfibrils المكونة له ؟ .

٤ – التنفس Respiration

رغم أن الأوكسين يزيد من معدل التنفس ، والاستطالة ، لإغماد كثير من النباتات النجيلية . وأن هناك علاقة مباشرة بين التنفس والنمو بها ، إلا أن مثل هذه العلاقة لم تكن صحيحة فى عديد من النباتات الأخرى . وقد دعت هذه الملاحظات ، إلى الإعتقاد بأن تأثير الأوكسين على التنفس ، هو ناتج ، وليس سبباً ، فى الإستطالة. أو أن تأثير الأوكسين على التنفس هو تأثير غير مباشر ، ولا يمكن القطع به . فقد أشارت النتائج ، التى أجريت على الميتوكوندريا المعزولة ، أن زيادة معدل التنفس ، تحت تأثير الأوكسين قد يرجع إلى تأثير الأخير على بعض إنزيمات التنفس . وأن جزيئات الطاقة ATP الناتجة ، تدخل مباشرة فى عمليات النمو والنشاط . ويبدو أن تأثير الأوكسين فى ذلك ، ليست هى الإستجابة الأولى للإستطالة الملاحظة مباشرة ، بعد إضافة الأوكسين .

٥ – الإنسياب السيتوبلازمى Protoplasmic streaming

وجد أن إضافة الأوكسين تحفز من الحركة الدائرية للسيتوبلازم ، فى خلايا غمد ورقة الشوفان ، وخلايا الكامبيوم فى الصنوبر ، وخلايا أسدية شعرات جنس *Tradescatia* . وهى ، أى الإنسياب السيتوبلازمى ، حركة هامة ، فى توزيع منتجات الطاقة ، والتخليق الضوئى ، فى الخلية ولازمة لنموها . وتعزى هذه الزيادة إلى إنخفاض لزوجة ، أو خثورة السيتوبلازم ، التى يسببها الأوكسين ، نيتجة لتحفيزه إمتصاص الماء ، من المحلول الخارجى .

ولعل أهم الاعتراضات على هذه النظرية ، هو إمكانية إيقاف حدوث الانسياب السيتوبلازمى بإستخدام Cytochalasin ، ولم يمنع ذلك من حدوث النمو ، ولذلك يبدو أن تأثير الأوكسين ، على الإنسياب السيتوبلازمى ، ليس له علاقة بتأثير الأوكسين على الإستطالة والنمو . وكلاهما يتم بإستقلالية تامة . كما أن تأثير الأوكسين فى ذلك . ليس هو التأثير الأولى .

وأخيراً يبقى السؤال كما هو ، دون إجابة شافية ، أو واضحة . ما هى آلية التأثير الأول للأوكسين فى عملية الإستطالة ؟ فهى واحدة من التأثيرات الفسيولوجية المتعددة للأوكسين .

ثانياً : ميكانيكية تأثير الأوكسين على إعاقة النمو

رغم أن التأثيرات المعيقة للأوكسين شائعة الحدوث فى النباتات ، عند إرتفاع تركيزه ، إلا أن تفسير ميكانيكية ، أو آلية ، هذا التأثير فيها جدل كبير ، وغير معروفة على وجه الدقة تماماً . ولهذا وضعت عدة إقتراحات لتفسير هذه الآلية ، منها :

١- إقتراح Burstrom :

ويفترض الإقتراح أن تأثير التركيز المرتفع من الأوكسين على إعاقة النمو ، إنما يرجع إلى تأثير الأوكسين نفسه على المستوى الجينى ، وتأثيره المباشر على صلابة جدر الخلايا . إلا أن أدلة هذا الإقتراح قليلة للغاية ، فمعظم التجارب الخاصة بدراسة تأثير الأوكسين على ليونة جدر الخلايا ، لم تتضمن دراسة أثر التركيزات المرتفعة من الأوكسينات على جدر الخلايا . كما لا يوجد من التجارب ، ما يفيد أن التركيزات المرتفعة من الأوكسين تقلل من مرونة جدر الخلايا .

ويضيف Burstom إلى إفتراضة ، أن الأوكسين يقلل من إستطالة الخلايا فى الجذور ، حيث يعمل على تقليل الفترة الفعلية اللازمة لإستطالة الخلايا .

ويفترض Bonner أن الأوكسين يزيد وينشط من صلابة السليلوز ، كما لاحظ فى جدر خلايا غمد الشوفان .

٢- إقتراح Foster :

يرى Foster أن التأثير المعيق للأوكسين يتم عن طريق إرتباطه ، فقط ، ببعض مراكز النشاط فى الخلية ، دون البعض الآخر . فمن المعلوم أن التأثير المنشط للأوكسين يتم من خلال إرتباطه فى نقطتين بمراكز النشاط ؛ أحدهما الحلقة العطرية ، الغير مشبعة ، والثانية ، السلسلة الجانبية الحامضية . وبدون ذلك لا يُظهر الأوكسين فعالتيه . وإذا ما تم إرتباط جزيئين من الأوكسين فى مركز إتصال واحد ، أى كل منهما بإحدى نقطتى الإتصال ، فى هذا المركز ، فإنه عندئذ تعيق كل منهما الآخر فى تأثيره ، حيث يتنافسان معاً ، ويضاد كل منهما الآخر ، عن طريق منع كل منهما للآخر من إتمام الإتصال الثانى .

٣- إقتراح Marinos

حاول Marinos تفسير التاثير المعيق للأوكسين عند التركيزات المرتفعة منه فى تجارب غمد ورقة الشوفان ، مقترحاً أن الأوكسين فى التركيزات المرتفعة ، يسبب تلف نظام النفاذية المرتفع للخلايا ، وإزالة بعض مواد جدار الخلية . ويتم ذلك من خلال تأثير الأوكسين المباشر ، عند التركيزات المرتفعة على تثبيط تخليق mRNA والبروتين ، وهما ضروريان لاستطالة الخلايا .

وأهم الإعتراضات على هذا الإقتراح ، ما ثبت فى تجارب أخرى ، على غمد ورقة الشوفان ، من أنه ، أى الغمد ، يظل مستجيباً إلى التأثير المنشط للأوكسين بعد وضعه لمدة ٦ ساعات فى التركيزات المعيقة منه .

مما سبق ، يمكن أن نقول أن التركيزات المنخفضة من الأوكسين ، تنشط النمو غالباً ، بينما تعمل التركيزات المرتفعة منه على إعاقة النمو . وهذه العلاقة الغالبة ، هى علاقة لا تنحصر ، فقط ، فى التأثير على النمو ، وإنما تمتد ، أيضاً ، للتأثير على خواص الإنتحاء ، وتكوين مبادئ الجذور ، ونمو وتكشف البراعم ، وتكوين الأزهار ، والتساقط ، وغيرها من العمليات الفسيولوجية . وجميع هذه العلاقات متباينة كثيراً ، بتباين النوع النباتى ، والهرمون المستخدم ، والنظام البيئى ، والظروف التجريبية ، وذلك كله فى حدود التركيب الوراثى .

الفصل الثانى والعشرون

الجبريلينات Gibberellins

- إكتشاف الجبريلينات .
- إنتشار وتوزيع الجبريلينات فى النبات .
- التركيب الكيماوى للجبريلينات .
- الجبريلينات ومشابهاتها .
- مضادات الجبريلين .
- أماكن تخليق الجبريلين .
- التأثير المتداخل بين الجبريلين والأوكسين .
- التحولات الغذائية للجبريلينات :
    - تخليق وحدة الأيزوبرين النشطة .
    - تخليق الجيرانيل – جيرانيل بيروفوسفات .
    - تخليق الجبريلين .
    - أدلة تخليق الجبريلين عن طريق حمض الميفالونيك .
- صور وجود الجبريلينات فى النبات .
- استخلاص وفصل وتنقية الجبريلينات .
- الإختبارات الحيوية للجبريلينات .

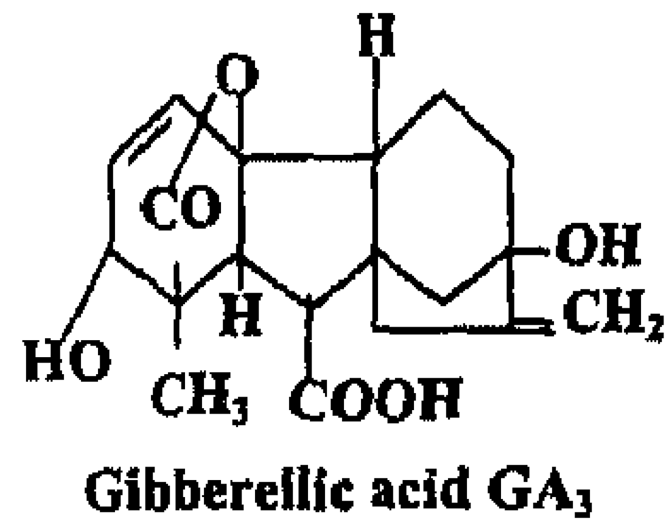
الفصل الثانى والعشرون

الجبريلينات Gibberellins

إكتشاف الجبريلين Discovery of Gibberellins

لاحظ اليابانى كوروساوا , Kurosawa (1926) استطالة نباتات الأرز المصابة بالمرض الفطرى المسمى جبريلاً *Gibberella fujikuri : (Fusarium moniliformae)* إستطالة غير عادية ، ثم أصبحت مغزلية الشكل . وبناءً على تلك الملاحظة ، قام بعزل هذه الفطرة ودراستها ، بعد تنميتها فى بيئة صناعية ، ووجد أن مستخلص الفطرة يحتوى على مادة تسبب الإستطالة فى نباتات الأرز ، كما لو كانت مصـابة بالفطرة ذاتها .

وفى عام 1931 تمكن Yabuta and Hayashi من إستخلاص هذه المادة ، فى حالة نقية ، وأطلق كل من Sumiki and Yabuta (1938) على هذه المادة المنشطة ، إسم جبريلين GA نسبة إلى اسم الفطرة ، وهى المادة المسئولة عن الاستطالة المفرطة الغير عادية . وفى عام 1954 تم اكتشاف حمض الجبريليك بواسطة الأمريكى Mitch والإنجليزى Berban .



Gibberellic acid GA_3

ثم توالى بعد ذلك إكتشاف الأنواع الأخرى من الجبريلينات ، فى تتابع سريع، والتى وصل عددها المعروف حتى الآن ، 58 نوعاً ومركباً . وجميعها متشابهة ، إلى حد كبير ، فى التركيب والأثر الفسيولوجى ، كما أن جميعها يخلق طبيعياً .

إنتشار وتوزيع الجبريلينات فى النبات

Distribution and occurrence of Gibberellins :

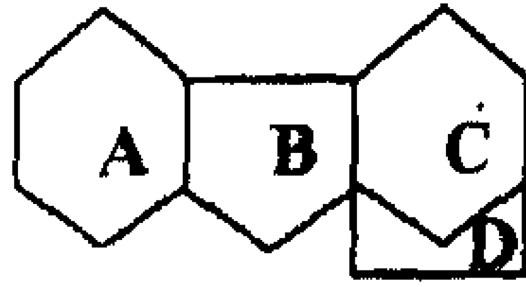
وعلى الرغم من أن الإكتشافات الأولى للجبريلينات الحرة ، تدل على وجودها فى الفطريات ، إلا أنها اليوم تمثل أحد الهرمونات النباتية ، المنشطة للنمو والشائعة الوجود ، فى جميع أفراد المملكة النباتية . فقد ثبت بالتحليل الكيماوى الدقيق وجود

الجبريلينات الحرة فى البكتريا ، والفطريات ، والطحالب ، والحزازيات ، والسراخس، ومعراة البذور ، ومغطاة البذور ، فى صفيها أحادية الفلقة وثنائية الفلقة ، وفي جميع أنواعها وفصائلها . إلا أن هذه النباتات تختلف فى نوع ، أو أنواع ، الجبريلينات الحرة ، الشائعة فى أنسجتها . فلم يسجل نبات واحد – حتى الآن – إحتوائه على الأنواع الثمانية والخمسون المكتشفة . كما تختلف الأنواع المتواجدة من الجبريلين فى النبات الواحد ، بإختلاف عمره الفسيولوجي ، ونوع النسيج النباتى ، والظروف البيئية المحيطة ، وحالته الفسيولوجية . وغيرها . كما وجد أن هناك أنواع من الجبريلينات مميزة للنوع النباتى ، أستغل بعضها كأساس فى التصنيف الحيوى للنباتات . فالنباتات الراقية ثبت إحتوائها على جميع الجبريلينات من GA_1 إلى GA_9 ماعدا GA_2 الذى فصل ، فقط ، من فطرة الفيوزاريوم .

ويتباين توزيع الجبريلينات ، ومعدل تخليقها ، بتباين العضو النباتى . فالأعضاء الخضرية أكثر إحتواءً على الجبريلينات من الجذور ، أو البذور ، الجافة . والبادرات الخضراء أكثر إحتواء على الجبريلينات من البادرات الشاحبة etulated. وكلما تقدم العضو النباتى فى العمر ، كلما تناقصت كمية الجبريلينات الحرة ، مع زيادة الجبريلينات المرتبطة ، بصفة مستمرة ، فى شكل جبريلينات مختزنة ، بصورة جلوكوسيدات غير نشطة ، حيث تفقد خاصيتها الحامضية . وبالرغم من وجود بعض الإستثناءات فى ذلك ، مثل جذور عباد الشمس الغنية فى محتواها من الجبريلينات ، وثبت أنها تنتقل منها إلى أجزاء النبات الأخرى خلال أوعية الخشب ، إلا أن الجبريلينات عموماً تتركز فى مناطق النمو والنشاط ، وهو أمر متوقع ، شأنها فى ذلك شأن الهرمونات النباتية الأخرى . وكما قلنا ، فالبذور الناضجة أقل إحتواء على الجبريلينات الحرة من الجذور عنها فى الأعضاء الخضرية الناضجة . كما وجد أن البذور الناضجة لا تحتوى على الجبريلينات الحرة بالمرة ، بينما البذور المستنبته وجد أنها تحتوى على تسعة أنواع من الجبريلينات الحرة ، أو يزيد . كما وجد أن البذور الغير نشطة للفاصوليا ، فى مرحلة الإنبات ، أو البذور الغير ناضجة ، أى قبل مرحلة الإمتلاء والنضج ، تحتوى على كمية من الجبريلينات الحرة أكثر منها فى البذور الجافة ، فهى تصل إلى 5 ملجم / كيلو جرام وزن غض ، وتقل عن ذلك بكثير ، أو قد تختفى فى البذور الجافة . ولذلك ، غالباً ، تستعمل البذور الغير ناضجة فى فصل

الجبريلينات ، مثل : الفاصوليا *Phaseolus caccineus* والخروع *Ricinus comunus* والـــــ *Pharbitis nil* والترمس *Lupinus tatus* . كما تستخلص وتفصل من الفطرة *Gibberella fujikuroi* ، وهو الطور الجنسى لفطرة *Fusarium moniliforme* . وتستخلص الجبريلينات ، أيضاً ، من النباتات الزهرية . وقد أعتبرت الجبريلينات أحد نواتج التحول الغذائى فى أى من أفراد المملكة النباتية . فهى توجد فى جميع الأفراد بإستقلالية تامة ، وليس لها علاقة بالفطرة الأصلية .

التركيب الكيماوى للجبريلينات



Skeleton ring of gibbane

تتفق الجبريلينات ، غالباً ، فى الصفات التركيبية الآتية :

١. إحتوائها على حلقة جيبان Gibbane ، فهى تمثل الهيكل الكربونى لها جميعاً.

٢. الطبيعة الحامضية فهى ذات مجموعة كربوكسيلية COOH ، على الحلقة B وإن اختلفت موضعها على الحلقة ؛ ولها تأثير حامضى .

٣. احتوائها على 19 ذرة كربون ، و مجموعة كربوكسيلية واحدة فى الموضع رقم 7 غالباً ، وقد تحتوى بعضها على ٢٠ ذرة كربون ، ذات مجموعة ، أو أكثر ، من مجموعات الكربوكسيل ، تحتل المواضع 4 ، 7 ، 10 عادة .

٤. بعض الجبريلينات تحتوى على مجموعة هيدروكسيل OH واحدة ، يختلف موضعها بإختلاف النوع ، فإن وجدت المجموعة تحتل الوضع 3 فى جبريلينات الفطريات ، أو 13 فى جبريلينات النبات الراقى .

٥. الحلقة A فى هيكل الجيبان الكربونى غير مشبعة ، وتختلف درجة عدم التشبع بإختلاف نوع الجبريلين ، ويتصل بها حلقة لاكتون .

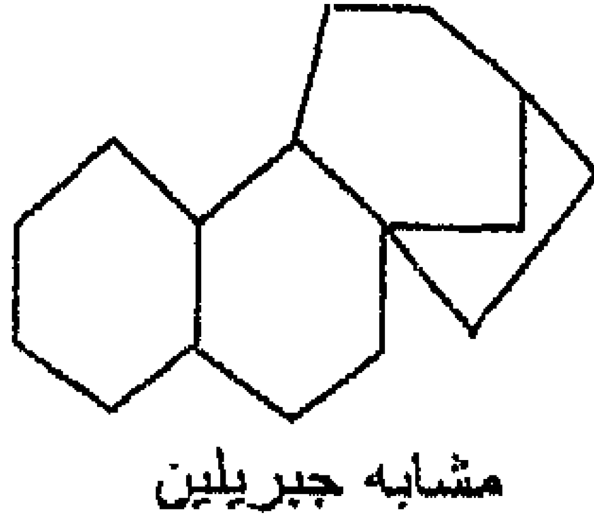
٦. جميعها لها تأثير محفز للنمو والنشاط ، إذا كانت حرة . أما المرتبطة ، فليس لها هذا النشاط . ويعتمد درجة نشاط الجبريلين الحر على نوع النبات .

وعلى العموم فقد اتفق على أن يطلق مصطلح جبريلين على أى مركب ، يتضمن الشروط الآتية :

١- احتوائه على الهيكل الكربونى العام لحلقة الجبنات Gibbane .

٢- أن يُحدث التأثيرات الفسيولوجية المميزة لهذه المجموعة من المركبات . وأهمها ؛ الإستطالة المفرطة .

الجبريلينات ومشابهاتها


مشابه جبريلين

يطلق على أى مركب يفتقد لأحد الشروط السابقة ، مصطلح " مشابه الجبريلين" ، فقد تحتوى النباتات على مركبات تظهر ما يشابه نشاط الجبريلين الفسيولوجى ، ولكنها تفتقر لحلقة الجيبان ، ومن أمثلتها : مركبات Kauronic acid و Kaurene و Kaurenal ، وهى مركبات وسيطة ، فى مسار تخليق الجبريلين ، أو قد يدخل فى تركيبه .

وقد يرجع النشاط الفسيولوجى لهذه المركبات إلى الناتج النهائى لها وهى الجبريلينات .

وتختلف الجبريلينات الحرة ، عن بعضها البعض ، فى درجة التشبع على حلقة الجيبان . أما مشابهاتها ، فقد تكون أحد المركبات الوسيطة ، فى مراحل تخليق الجبريلينات ، خلال علميات التحول الغذائى .

وكلاهما ، الجبريلينات ومشابهاتها ، توجد حرة ، وهى حامضية التأثير . أما الجبريلينات المرتبطة ، فهى توجد ، عادة ، فى شكل جلوكوسيدات ، وهى مركبات غير نشطة فسيولوجياً ، متعادلة التأثير ، غالباً ، وتمثل الصورة المختزنة للجبريلينات .

ويتباين توزيع الجبريلينات ، بين الصورة الحرة الفعالة والصورة المرتبطة ، بتباين العضو النباتى ، وعمره الفسيولوجى ، فالأعضاء النشطة فسيولوجياً تكون النسبة مرتفعة فيها بين الصورة الحرة والمرتبطة ، وتقل هذه النسبة كلما تقدم العضو النباتى فى العمر ، فهى أقل ما يمكن فى البذور الناضجة الجافة .

ومن هنا ، يمكن أن نقول ، أن المراكز النشطة لتخليق الجبريلين ، والمخزنة له ، هى البذور الناضجة ، وخاصة الأنسجته الإندوسبيرمية ، وأن درجة النشاط الفسيولوجى تعتمد على النسبة بين الصورة الحرة والمرتبطة . وهو الملاحظ عند إنبات البذور ، حيث تتحلل هذه الصورة المرتبطة إلى صورة الجبريلينات الحرة ، والتى سرعان ما تنتشر فى قصرة البذرة ، أو الفلقات ومحور الجنين .

وأهم مشابهات الجبريلينات ما يلى :

١- Helminthosporal

أستخلص هذا المركب من فطرة *Helminthasporium sativum* ، وله نشاط فسيولوجى مشابه للجبريلين ، إلا أنه يفتقر لوجود حلقة الجيبان ، رغم تشابه الحلقات C ، D في الجزئ بينهما .

والمركب نشط فى اليرون حبوب الشعير ، ويحفز من نشاط انزيم ∝ amylase ، ويساعد فى تحفيز نمو نشاط الساق القزمى فى الأرز ، ولكنه لا يحفز من نمو ونشاط بادرات الذرة القزمية التى يحفزها الجبريلين .

٢- Phaseolic acid

وأستخلص من بذور الفاصوليا *Phaseolus vulagris* ، ونسبة الجبريلين فيه تحفزّ نمو الساق المتقزمة فى الذرة والبسلة ، كما يحفز من نشاط ، وتخليق ، انزيم ∝ amylase فى خلايا البيرون الشعير . إلا أن حمض الفاصوليك يفتقر لوجود حلقة الجيبان ، فهو مركب اليفاتى aliphatic ؛ عبارة عن هيدروكسى حمض الكربوكسيليك .

٣- Steviol

وأمكن فصله من نبات *Stevia redandiana* كمركب طبيعى ، وله تأثير منشط مشابه للجبريلين فسيولوجياً ، قد يرجع لتحوله إلى الجبريلين ، داخل النبات ، خلال مسار تخليقه ، إلا أنه يفتقر لوجود حلقة الجيبان أيضاً .

٤- Edysone

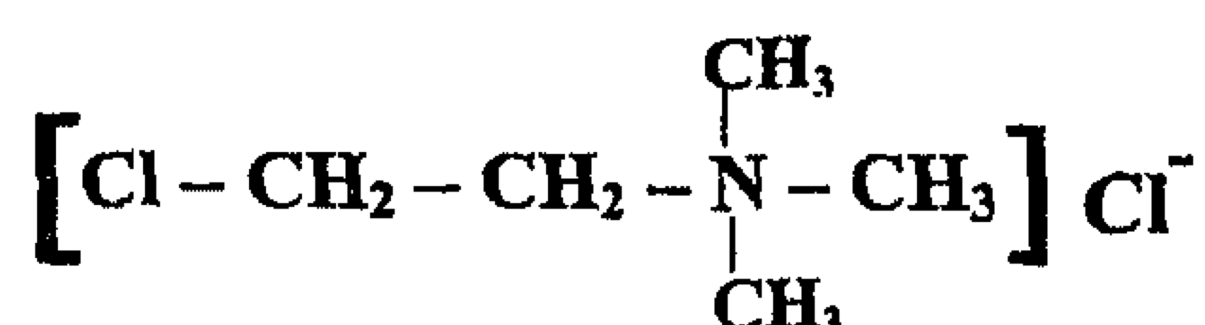
وهو مركب هرمونى ، فى الحشرات ، يشبه فى تأثيره الفسيولوجى الجبريلين ، فهو يحفز نشاط ونمو بادرات الذرة القزمية ، ولكنه يفتقر لوجود حلقة الجيبان أيضاً.

مضادات الجبريلين Anti gibberellins

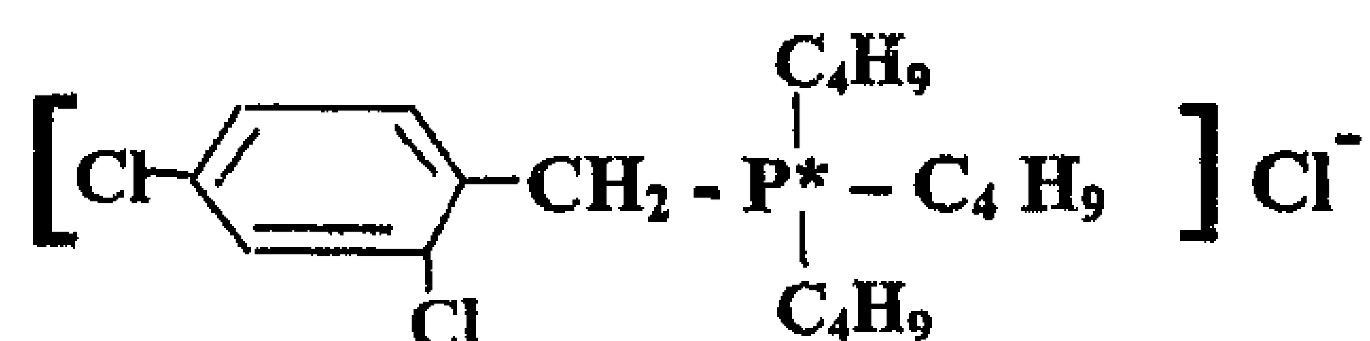
هى مجموعة من المركبات الإصطناعية ، وهى تضاد تاثير الجبريلين ، أى أنها معيقة للنمو الذى يسببه الجبريلين ، وتأثيراتها عكسية . فإذا عوملت الأصناف

طويلة الساق مثل الأراولا ، وبنت القنصل ، بها منعت من إستطالتها ، أو ثبطت من نموها بدرجة كبيرة ، ويمكن إلغاء ، أو إنعكاس ، التأثير التثبيطى الفسيولوجى ، لهذه المركبات، بالمعاملة بالجبريلين ، ومن ذلك إشتق الإسم مضاد الجبريلين . **ومن أشهر أمثلة هذه المركبات ما يلى :**

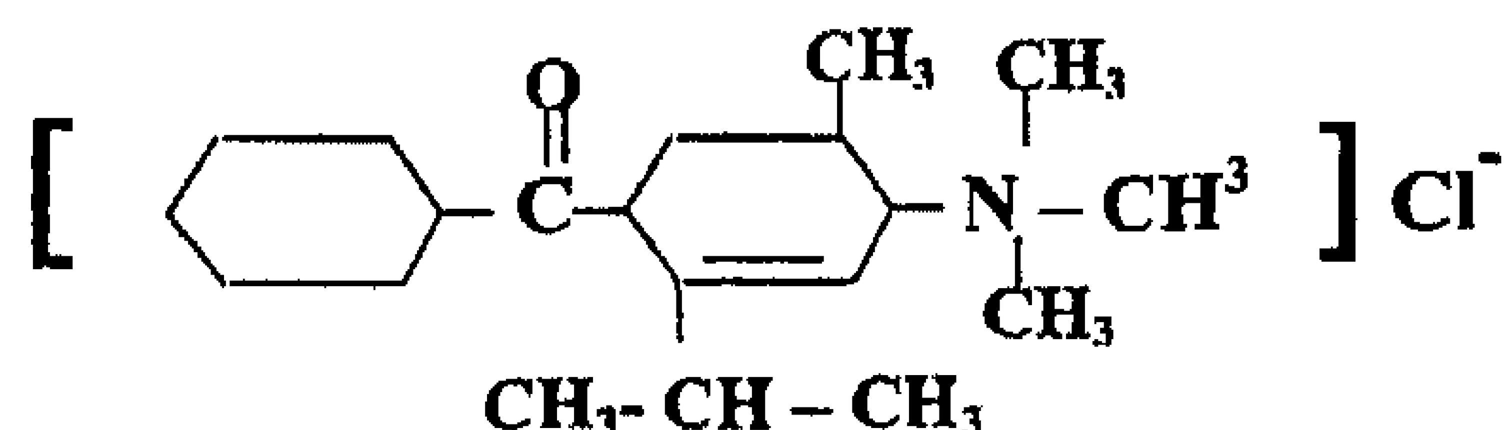
١- **Cloro ethyl trimethyl monium chloride** وهو المركب التجارى المعروف بالسيكوسيل Cycocel (CCC) أو الكلورميكوات .



٢- **2,4 – Dichloro benzyl tributyl phosphonium chloride** ويعرف تجارياً بالفوسفون D Phosfon D

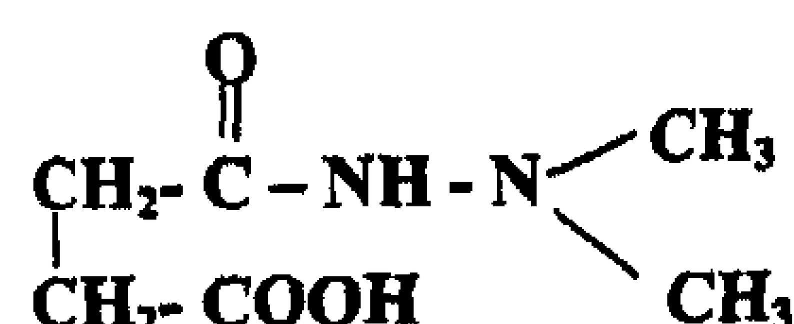


٣- **Iso propyl -4- Dimethyl amion -5-methyl phenyl-1- piperidine carboxylate methyl chloride** ويعرف تجارياً باسم Amo 1618



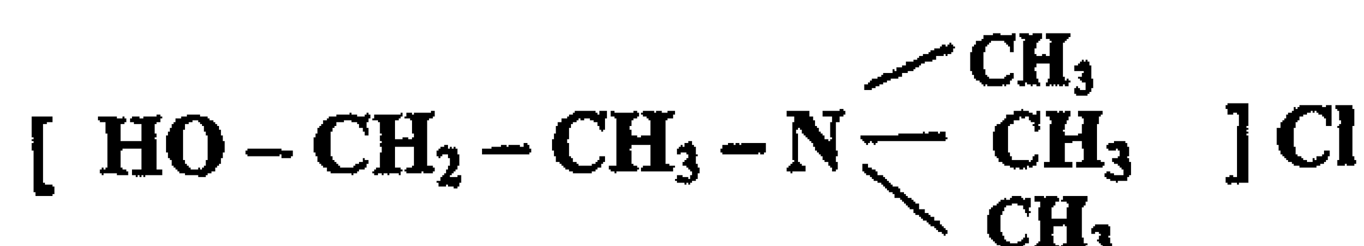
٤ - N- Dimethyl amino succinamic acid

وهو المعروف تجارياً بإسم Alar أو B995 أو إختصاراً B9 .



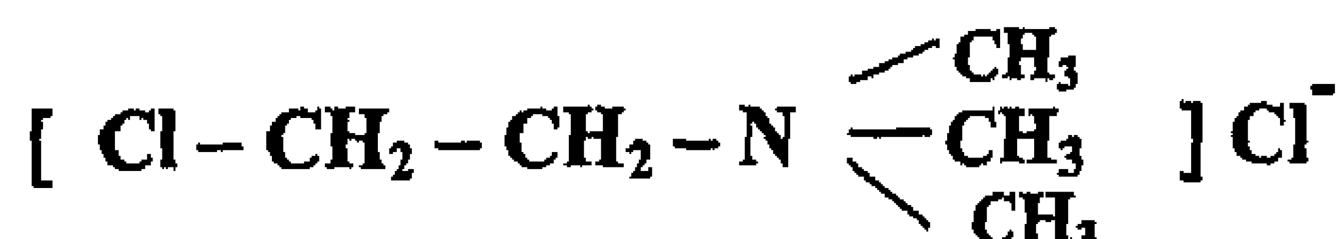
ويلاحظ من التركيب الكيماوى لهذه المركبات الإصطناعية من مضادات الجبريلين ، أنها جميعاً تفتقر لواحد ، أو أكثر ، من المتطلبات التركيبية للجبريلين ، أى أنها لا تشبه الجبريلين فى صفاته التركيبية .

ولكنها تشبه ، إلى حد كبير ، مركب الكولين ، ويمكن إعتبارها مشتقات لهذا المركب ، وهو مركب هام فى التحول الغذائى ، إكتشف وجوده فى النبات كمركب طبيعى قبل إكتشاف مضادات الجبريلين بزمن بعيد .



Choline chloride

فالسيكوسيل (الكلورمكلوات) مثلاً ، هو الأستر الكلوريدى للكولين ، وتركيبه الكيماوى 2 chloro ethyl trimethyl ammonium chloride ، وكان يعرف بإسم كلوريد الكلوروكولين chloro choline chloride .



Choro cholrine

ورغم أن مضادات الجبريلين تتشابه كثيراً مع الكولين – كما قلنا – وهو مادة طبيعية فى النبات ، إلا أن وجود مضادات الجبريلين فى النبات أمر مشكوك فيه ، ومع ذلك نالت هذه المركبات إهتماماً كبيراً فى المجال الزراعى ، أكاديمياً وتطبيقياً ، لم يدانيها فيه غيرها أى مركبات إصطناعية أخرى . فهى إستخدمت كمبيدات حشائش ، كما إستخدمت فى حقول القمح لمنع الرقاد ، وتقليل استطالة الساق ، كما استخدمت فى

مجال الزراعة لأغراض عديدة أخرى . فتأثير المادة الواحدة ، على النبات الواحد ، يختلف بإختلاف ظروف النبات النامى .

وعلاوة على استخدامات هذه المواد العديدة فى الزراعة ، فإن هذه المركبات تتميز بإمكانية إضافتها للتربة ، ورشا على النبات النامى ، مع إختلاف تأثيراتها ، والتى تتداخل مع عوامل أخرى كثيرة .

فقد وجد أن نوع التربة ، ونسبة الرطوبة الأرضية بها ، يلعبان دوراً هاماً ورئيسياً فى تحديد نوع التأثير لهذه المواد . كما أظهرت دراسات أخرى عديدة ، أن تأثير مضادات الجبريلين قد يتداخل مع تأثير إضافة التسميد الأزوتى ، ولم تستطع دراسات أخرى إظهار هذه العلاقة ، ويؤثر نقص البوتاسيوم على إستجابة النباتات للمعاملة بمضادات الجبريلين ، ويسبب النقص إستطالة الساق . ويرى آخرون أن معاملات النبات عن طريق الرش ، أفضل من الإضافة المباشرة للتربة ، على أن يراعى استخدام الرش بتركيزات منخفضة ، مع الضغط المرتفع ، وإستعمال كميات كبيرة من المحلول ، لتغطية النبات بالكامل ، ويستمر الرش حتى تساقط نقط المحلول على التربة ، التى ينمو فيها النبات Till dripping .

و يرى آخرون ، أنه يجب ألا يزيد تركيز الرش المستخدم ، من هذه المواد عن ٥٠٠ جزئ فى المليون ، منعاً للأثر المتبقى منها فى النبات ، ويزيد عن ذلك إذا إستخدم للتربة ، لإحداث نفس الأثر الفسيولوجى .

كما وجد أن معدل التأثير يتباين كثيراً بتباين درجات الحرارة ، وشدة الضوء ، فقد أشارت بعض التجارب لظهور التأثير بدرجة أكبر عند درجات الحرارة ١٢ – ١٨م عنها عند درجات الحرارة المرتفعة ، حيث قد يختفى تأثيرها ، وعلى العكس من ذلك ، أظهرت تجارب أخرى ، أن بعض التركيزات لها تأثيرات عكسية ، تماماً ، تحت درجات الحرارة المنخفضة أو العالية .

وبمقارنة تأثير مضادات الجبريلين على النباتات النامية فى الضوء والظلام ، وجد أن المعاملة بمضادات الأوكسين تظهر تباينات واضحة بإختلاف النباتات ، فبعض النباتات أظهرت تأثيراً فى وجود شدة الإضاءة المرتفعة ، على عكس غيرها . كما وجد أن التركيزات المسببة لنقص إستطالة الساق فى نبات الفاصوليا ، بنسبة ٢٧ % فى وجود الضوء العادى ، هى نفسها التركيزات التى تزيد من الإستطالة،

بنسبة تصل إلى ٢٠ % ، تحت ظروف الظلام ، والأشعة القريبة من فوق البنفسجية ، مع إختلاف هذه التأثيرات بإختلاف النباتات ، والظروف التجريبية . وتوحى النتائج المتعارضة ، أو المتضاربة أحياناً ، فى هذا الشأن إلى وجود عوامل أخرى ، متداخلة ، لازمة لإظهار الأثر الفسيولوجى لهذه المواد ، مع تعدد استخداماتها ، وهو مجال كبير يحتاج إلى مزيد من الدراسة .

نقد فكرة مضادات الجبريلين

قام الباحثون بعد إشارات Tolbert (1960) ، بإختبار العديد من المركبات الكيماوية الإصطناعية ، وتاثيراتها على النبات . وحاول الكثير منهم تخليق ، أوتصنيع ، عدد آخر منها ، هادفاً إلى التحكم فى العمليات الفسيولوجية المختلفة . فقد أشار Tolbert ، فى تقريره ، إلى أن معاملة نبات القمح ، بمضادات الجبريلين ، منعت من ظاهرة الرقاد تماماً ، حيث كانت النباتات المعاملة قصيرة ، مع تميزها بزيادة سمك الساق ، وإتساع مساحة الأوراق ، وتغير لونها إلى اللون الداكن ، مع التبكير فى ظهور التفريغ القاعدى ، وكانت الخلفات قوية ، ومتماثلة فى النمو ، نتيجة المعاملة . مع عدم ملاحظة أى إختلافات ، من حيث الوزن الجاف ، والغصن ، بين النباتات المعاملة والغير معاملة ، وهى نتائج إيجابية لها أهميتها الإقتصادية .

هذا . . . ولم تقتصر البحوث ، التى أجريت منذ تلك الفترة ، وحتى الآن ، على الدراسات الأكاديمية فقط ، بل تعدى ذلك إلى التطبيقات العملية ، لهذه المركبات ، من أجل خدمة مجالات الزراعة المختلفة . وكانت مبيدات الحشائش ، هى أولى هذه الدراسات ، التى حظيت بإهتمام كبير ، حيث أفادت الزراعة ، إفادة كبيرة ، فى مجالات الحاصلات البستانية ، ومحاصيل الحقل .

وبالرغم من العدد ، الذى يصعب حصره من الأبحاث ، التى أجريت فى هذا المجال ، وبإستخدام هذه المركبات ، إلا أن معظمها جاء مكرراً ، وخلت من النتائج المبتكرة ، ولم تتفق نتائجها على دلالات أو آراء واضحة ، وكأنها جميعاً تشير إلى ما سبق أن أعلنه Thimann (1963) من أن هذه المركبات ، قد تكون متشابهة التأثير أو عكسية التأثير ، أو قد تكون ذات تأثير منشط أو معيق ، بل قد تثبط ، وقد تعطى نتائج مختلفة تماماً بإختلاف عوامل عديدة . وأنه لا يوجد مركب واحد ، من هذه

المركبات ، يمكن أن يحدث تأثيراً فى نظام تجريبى معين ، دون أن يكون على علاقة بمركب هرمونى آخر ، يعمل معه كعامل محدد .

وهذه النتائج المكررة عادة ، والمتعارضة أحياناً ، أو المتفقة أحياناً أخرى ، والمتأثرة بعوامل البيئة المختلفة ، مثل ، نوع التربة ، وظروف التجربة ، ونظام التسميد ، والرى ، والخدمة ، وطريقة الرش ، ونوع المعاملة ، والظروف الجوية ؛ من درجة الحرارة ، ورطوبة ، وضوء ، وخلافه . وهذه النتائج ، بدون شك ، تعطى فكرة عن مدى صعوبة تقييم النتائج المتحصل عليها ، نتيجة إستخدام هذه المواد الإصطناعية، والغير موجودة أصلاً فى النبات ، كمواد طبيعية .

فإذا كانت نفس المادة ، يمكن أن يختلف تأثيرها ، بإختلاف النباتات المعاملة ، وخاصة ، أن هناك ، تباين ، واضح ، عند إستخدام مضادات الجبريلين الإصطناعية . وأن نفس المادة ، أيضاً ، قد تحدث ، على نفس النبات ، تنشيطاً وليس تثبيطاً أو تأخيراً ، تبعاً لعوامل عديدة ، كما أشارت التجارب . وأن التأيرات الفسيولوجية لمضادات الجبريلين يمكن إلغاؤها ، تماماً ، أو إنعكاسها ، عند إضافة الجبريلين ، أو غير ذلك ، وأنه لم يوجد ما يشير إلى وجود دور تنافسى لمثل هذه المواد مع الجبريلين ، على مواقع النشاط ، كما هو الحال مع مضادات الأوكسين . لذا يرى الكثيرون ، أنه من الأفضل ، أن تعامل مواد النمو النباتية ، كمجموعة واحدة ، على أن تصنف إلى تحت مجموعات من حيث التركيب الكيماوى ، وليس من حيث التأثير الفسيولوجى .

ومما يؤيد ذلك ، أن آليات عمل مضادات الجبريلين ، مختلف عليها ، بين الباحثين ، وجميعها نظريات ، ينقصها الدليل القاطع . وبالرغم من ذلك ، فقد يبدو أن تأثيراتها قد يكون راجعاً لواحد ، أو أكثر ، **من الأسباب الآتية** :١- تثبيط التخليق الحيوى للجبريلين . ٢- التداخل فى تأثيرات الجبريلين . ٣- تحفيز النشاط الهدمى للجبريلين .

فقد وجد أن المعاملة ، بأى من مضادات الجبريلين ، أدت إلى خفض محتوى الجبريلين الطبيعى ، فى أنسجة النبات ، بما قيمتة ٨٠ % فى بذور البسلة ، المعاملة بـــ Amo 1618 . فى حين أدت نفس المعاملة إلى إرتفاع مستوى الجبريلين الطبيعى ، فى بعض أصناف الطماطم ، ولم تؤثر على مستوى الجبريلين فى بعض الأصناف

الأخرى ، وكانت هذه النتائج متوازية ، تماماً ، مع معدل النمو إرتفاعاً ، أو إنخفاضاً ، أو حتى محايداً .

وهناك دراسات أخرى متعارضة - أيضاً - تشير نتائجها إلى أن تأثير مضادات الجبريلين ، قد يرجع ، أساساً ، إلى تداخلها مع الأوكسين الطبيعى IAA ، وهو إحتمال غير مستبعد ، لوجود العلاقة الطبيعية بين الجبريلينات والأوكسينات ، فى النبات ، وأن كلاً منهما يؤثر على فعل الآخر .

وهذه الدراسات المتعارضة ، والمتناقضة أحياناً ، تشير إلى أن تأثير مضادات الجبريلين ، لا ترجع إلى تأثيرها على مستوى الجبريلين الطبيعى ، والمواد الشبيهة به . ولكن يمكن أن تعود ، هذه الإختلافات فى التأثير ، إلى عوامل أخرى ، خلاف تأثيرها على مستوى الجبريلين ، قد تكون إختلافات فسيولوجية ، بين النباتات المعاملة ، وكمية مضاد الجبريلين الممتص ، من المادة الفعالة ، والظروف البيئية ، أوالتجريبية ، السائدة ، سواء كانت مقنعة ، أو غير مقنعة .

ويبدو أن هذه المركبات (مضادات الجبريلين) لها أكثر من طريق لإظهار تأثيرها الفسيولوجى ، خلاف التأثير على مستوى الجبريلين ، وأن العلاقة بينهما يشوبها الشك .

وفى ضوء ما سبق ، يكون الإصطلاح " مضاد الجبريلين" ، إصطلاح قد جانبه الصواب . ودأب الإتجاه الآن إلى دحض فكرة المصطلح ، خاصة وأنها مواد إصطناعية ، ليس لها علاقة بمستوى الجبريلين فى النبات ، وتعطى تأثيرات مشابهة لتأثيرات شدة الضوء أحياناً ، ومتعارضة أحياناً أخرى ، كما تعطى تأثيرات مطابقة، أو متعاكسة ، مع تأثير الجبريلين ، فى النبات الواحد .

أماكن تخليق الجبريلينات فى النبات ، وإنتقاله :

Biosynthesis sites of GA in the plant and its transport :

على الرغم من أن مواضع تخليق الجبريلين فى أنسجة النبات . لم تحدد تحديداً قاطعاً حتى الآن ، إلا أنه من المرجح أن يكون مركز تكوين site of syntheses الجبريللين هو القمة النامية للساق ، و الأفرع الجانبية ، وكذا أطراف الجذور ، وخاصة الخلايا والأنسجة المنشئة للأوراق ، أو البراعم الحديثة ، الغير كاملة النمو . كما تعتبر البذور الناشئة - أيضاً - مركزاً من مراكز تخليقها . ويؤيد ذلك ارتفاع معدل تخليق

الجبريلين فى البذور المستنبته خلال أول يومين من الإنبات . وقد أشار Radley (1967) إلى أن قصعة جنين الشعير scutellum of barley embryo هو مركز تخليق الجبريلين فى حبوب الشعير عند إنباتها .

ومما يؤيد أن مراكز تخليق الجبريلين site of synthesis تنحصر فى القمم النامية للسوق والجذور ، أن وجودهما ، معاً ، يزيد من درجة تركيز الجبريلين المخلق ، فى النبات . ففى التجارب التى أجريت على عباد الشمس ، والتى تم فيها تغذية البادرات ، المفصولة الجذور والغير مفصولة ، بالميفالونيت Mevalonate ، وجد أن كمية الجبريلين التى تم الحصول عليها فى الحالة الأولى ، كانت أقل منها فى الحالة الثانية .

وتختلف تركيزات الجبريلين فى نسيج نباتى ما ، تبعاً لحالة النبات الفسيولوجية ، وطول النهار . وتدل الأدلة التجريبية ، أن الجبريلينات تتحول بعضها إلى البعض الآخر ، طبقاً لظروف النبات ، فقد ينتقل نوع ما من الجبريلينات ، من قمة الغصن إلى أماكن تأثيره ، ويتحول إلى نوع آخر ، وهكذا . كما وجد أن الكمية المخلقة تختلف بإختلاف درجة نضج النسيج . فالبذور الغير الناضجة – كما قلنا – تحتوى على كمية كبيرة من الجبريلين مقارنة بمثيلاتها الناضجة . وتعتبر الأوراق ، والسيقان المسنة ، أقل الأعضاء إحتواء عليه . ويصل إنتاج الجبريلين فى منشىء الورقة إلى قمته ، عند انقسام خلاياها ، ويقل تدريجياً كلما تكشفت الورقة ونضجت .

وينتقل الجبريلين داخل النبات بمعدل يتراوح بين ٥ – ٢٥ ملم / ١٢ ساعة ، ويتم ذلك فى كل من أنسجة الخشب واللحاء على حد سواء ، أى مع الماء والأملاح ، أو مع العصارة الناضجة على الترتيب ، كما ثبت بإستخدام الكربون المشع مع الجبريلين ، كما يمكن أن ينتقل فى كلا الإتجاهين ؛ قطبياً أو علوياً . ولو أن Lockart and Chin (1965) يرا أن إنتقال الجبريلين مرتبط بإنتقال السكروز فى النبات ، وأنه لا ينتقل بطريقة قطبية non-polar كما يحدث فى الأوكسين .

وطبقا لـــــ Mc Comb (1964) ينتقل الجبريلين بميكانيكية وآلية مشابهة تماماً لإنتقال الماء والأملاح والعصارة الهاضمة ، فى أوعية اللحاء ، والخشب ، على الترتيب بالتدفق الكتلى ، بمساعدة فرق الجهد الكهربى ، وقد تساهم قوى التماسك والتلاصق فى ذلك .

التأثير المتداخل بين الجبريلين والأوكسين

من الثابت أن الجبريلين يؤثر على الكثير من المظاهر الفسيولوجية التى تؤثرعليها الأوكسين ، وهو ما دفع الباحثين إلى دراسة ماهية العلاقة بين الأوكسين والجبريلين ؟.

فقد بينت الدراسات العديدة ، أن الجبريلين يعتمد فى تأثيره على وجود الأوكسين IAA . والدليل على ذلك ، أن الجبريلين لا يؤثر على إستطالة الخلايا التى فصلت قمتها ؛ أى طوشت أو قطعت ، وهى مصدر الأوكسين . ووجد فى تجارب البسلة القزمية ، أن وضع السلاميات ، المفصولة ، فى بيئة مغذية ، مضاف إليها الجبريلين ، أو الأوكسين ، كل على حدة ، لا تستطيل خلاياها ، إلا إذا تم إضافتهما معا ، فحينئذ يظهر تأثيرهما المشترك والمحفز Synergestic .

ويرى كثير من الباحثين ، أن الجبريلين والأوكسين منفصلان ، فى تأثيرهما على النبات ، ودليلهم فى ذلك ، أن الجبريلين ينشط من تحليل الكربوهيدرات المختزنة فى أندوسبرم حبوب النجيليات ، مثل ، الشعير ، والقمح ، دون الحاجة لوجود الأوكسين . بالإضافة إلى أن مضادات الأوكسين ليس لها تأثير على فعالية الجبريلين ، والأخير لا يخفى أثر مضادات الأوكسين . وأن تأثير GA على انتقال الكربوهيدرات من إندوسبرم حبوب الشعير لا يعتمد ولا يحتاج إلى وجود أوكسين IAA داخلى . كما أن الأوكسين ينتقل قطبياً ، وينشط من تكوين الكالوس والجذور العرضية على العقل ، ويمنع من استطالة الجذور والبراعم الجانبية ، ويؤثر على تساقط الأوراق ، والعكس صحيح مع الجبريلينات . ومن ناحية أخرى فإن الأوكسين لا ينشط من الإنبات ويمنع السكون ، كما لا ينشط من استطالة الشمراخ الزهرى فى النباتات ذات الحولين غير المرتبعة non venalized ونباتات النهار الطويل ، كما لا يمكن تنشيط نمو النبات الكامل وخاصة القزمية وراثياً ، وأوراق النباتات ذوات الفلقة الواحدة على عكس الجبريلينات ، فهى فاعلة فى هذا الشأن .

وعلى العموم ، يعتقد العديد من الباحثين ، أن الجبريلين يعيق فعالية إنزيم IAA oxidase ، أو يخفض نشاطه ، بدرجة كبيرة ، وبالتالى ، يعمل الجبريلين على المحافظة على المحتوى الأوكسينى داخل النبات ، عند المستوى المطلوب . والدليل على ذلك ، هو إنخفاض النشاط الإنزيمى ، لإنزيمات Peroxidases ، فى نباتات

البسلة ، والقمح ، عند معاملتها بالجبريلين ، وهى الإنزيمات التى ثبت فعاليتها فى هدم الأوكسين .

كما تؤكد العديد من الدراسات ، على أن المعاملة بالجبريلين لا تؤثر على نشاط إنزيم البيروكسيديز فقط . ولكنها تنشط من بناء الأوكسين الطبيعى IAA فى النبات . والدليل على ذلك زيادة محتوى الأوكسين فى نباتات البسلة القزمية ، وعباد الشمس بدرجة ملحوظة ، عقب معاملتها بالجبريلين . كما أثبتت الدراسات التى إستخدم فيها الحمض الأمينى تربتوفان المرقم ، أن المعاملة بالجبريلين أدت إلى خروج ثانى أكسيد الكربون المشع ، وهى الخطوة الأولى فى سلسلة تحول التربتوفان إلى IAA ، من خلال عملية نزع ثانى أكسيد الكربون Decarboxylation فى مرحلة تخليق الأوكسين .

إنتقال الجبريلين فى النبات Gibberellins Transport :

لا يخضع الجبريلين لنظام خاص فى حركته داخل النبات ، كما فى الأوكسينات . فهو ينتقل سلبياً ، و فى إتجاهات مختلفة ؛ من أعلى إلى أسفل ومن أسفل إلى أعلى، وجانبياً ، أى أنه ذو حركة عامة ، غير محددة باتجاه خاص . وينتقل الجبريلين ، داخل النبات ، خلال أنسجة اللحاء والخشب ، على حد سواء . وإذا كان منشأ تخليق الجبريلين فى الجذور ، فإن حركته ستكون سالبة الجاذبية الأرضية ، حيث ينتقل الجبريلين إلى الأجزاء العلوية غالباً .

وقد تأكد ذلك ، بإستخدام الجبريلين المشع ، الذى يحتوى على ^{14}C ، وتتبع حركته فى نسيجى الخشب واللحاء ، لكثير من النباتات ؛ منها نباتات ثنائية الفلقة ؛ مثل ؛ البسلة ، والطماطم ، وعباد الشمس ، وأحادية الفلقة ؛ مثل ، الذرة ، والصفصاف . ولقد وجد أن حركة الجبريلين الحر ، أو المرتبط ، أو كلاهما ، تتم خلال أنسجة الخشب واللحاء . على حد سواء . كما تتم الحركة بينهما ، من خلال خلايا أشعة الحزم الوعائية ، والخلايا الموصلة بينهما . وأن سرعة الحركة فى الخشب تشبه سرعة حركة النتح . ومعدل الحركة فى اللحاء تساوى معدل حركة منتجات التخليق الضوئى ، طالما كانت البادرات كاملة غير مفصولة . أما الأجزاء النباتية المفصولة ؛ مثل أعناق الأوراق ، أو الأوراق الفلقية ، أو قطع الجذور الدرنية . فقد وجد أن حركة الجبريلينات فيها قطبية ، وتشبه فى ذلك حركة الأوكسينات .

التحولات الغذائية للجبريلين Gibberellin Metabolism

مسار تخليق الجبريلينات Biosynthesis pathway of Gibberellins

تتخلق حلقة الجيبان Gibbane ، الممثلة للهيكل الكربونى للجبريلينات ومشابهاتها ، فى النباتات الراقية ، من تكاثف وحدات من الأيزوبرين النشطة isopentenyl phosphate ، وذلك من خلال مسار حمض الميفالونيك (راجع التحولات الغذائية فى النبات للمؤلف) .

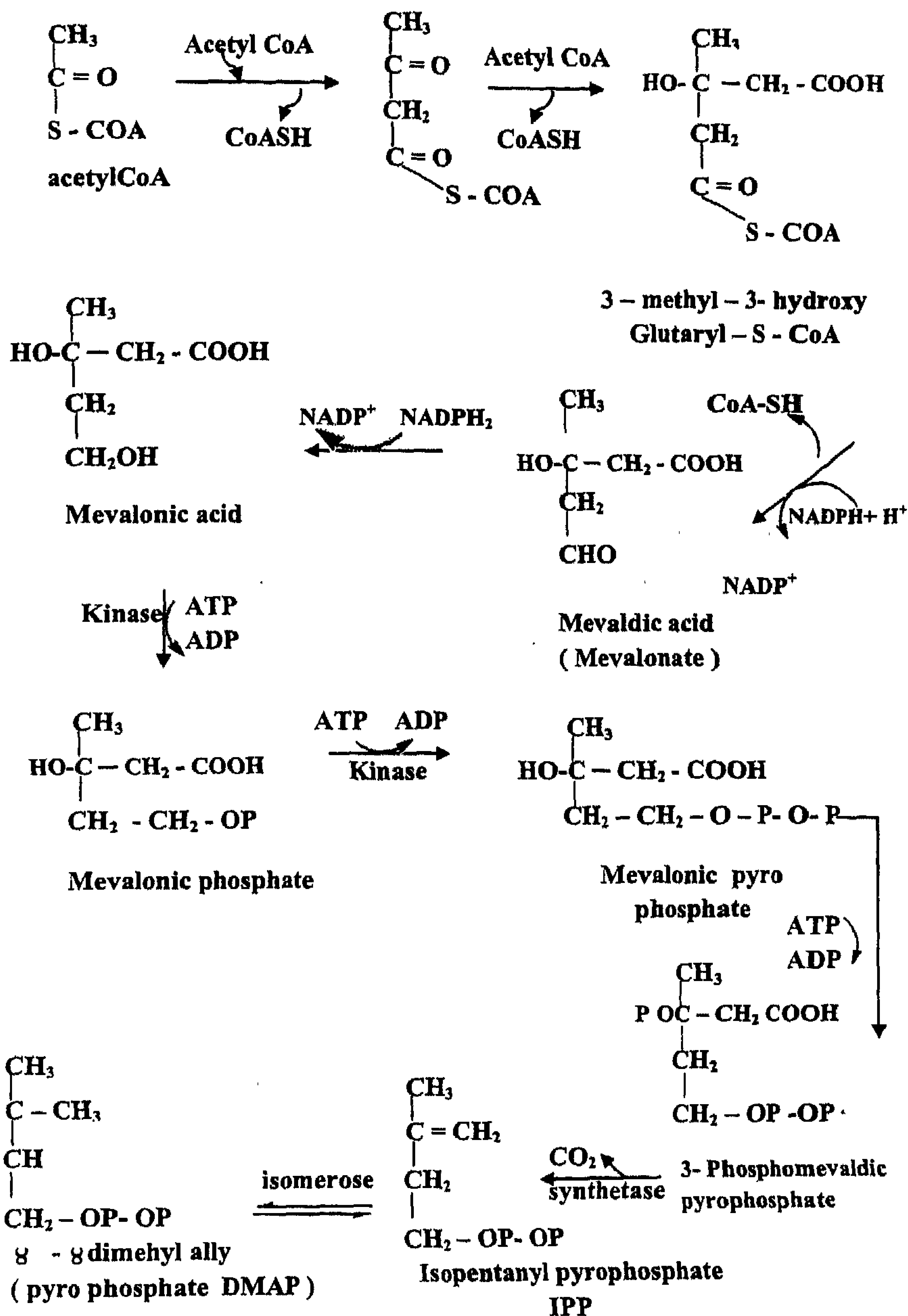
وقد ثبت ذلك من الدراسات التى أجريت على الإندوسبرم ، الغير ناضج للخيار البرى *Echinocystis macrocarpa* ، والكوسة (اليقطين) *Cucarbita Pepo* ، وعلى الثمار الغير ناضجة للبسلة *Pisum sativum* ، وعلى بادرات الخروع *Ricinus communis* . فقد وجد أن حمض المفالونيك ، فى نباتات النهار الطويل ، يتحول إلى الجبريلينات ، على عكس نباتات النهار القصير ، حيث يتحول فيها حمض المفالونيك إلى حمض الأبسيسبك . كما وجد أن مسار Pathway تخليق الجبريلينات ، فى النباتات الراقية ، يتشابه ، تماماً ، مع مساره ، المقترح ، فى الدراسات السابقة ، على فطرة *G. fujikuroi* ، بإستخدام الكربون المشع .

وتقع الجبريلينات ضمن مجموعة من المركبات ذات طبيعية دهنية ، إلا أنها مجموعة غير قابلة للتصبن Nonsaponifiable lipids ، شأنها فى ذلك شأن التربينات ، (هيدروكربونات غير مشبعة) ، والزيوت الطيارة (الأساسية) ، والإستيرولات ، والمطاط ، والكاروتينيدات ، وغيرها . ويطلق عليها جميعاً مجموعة الأيزبرينات Isoperonoids .

وتتخلق هذه المركبات ، جميعها ، من المركب الوسطى المعروف بخلات قرين الإنزيم A Acetyle Co A ، التى تتكاثف ثلاث جزيئات منها ، مع بعضها البعض ، لتكوين مركب سداسى مفسفر ، هو حمض المفالونيك ، الذى يفقد ذرة كربون ، على صورة ثانى أكسيد الكربون ، لتكوين مركب خماسى الكربون ، والمعروف بوحدة الأيزوبرين النشطة isoprene unit . ثم تتكاثف هذه الوحدات ، مع بعضها البعض، تكاثف رأس – ذيل head to tail condensation ، لتكوين المركبات السابقة جميعها.

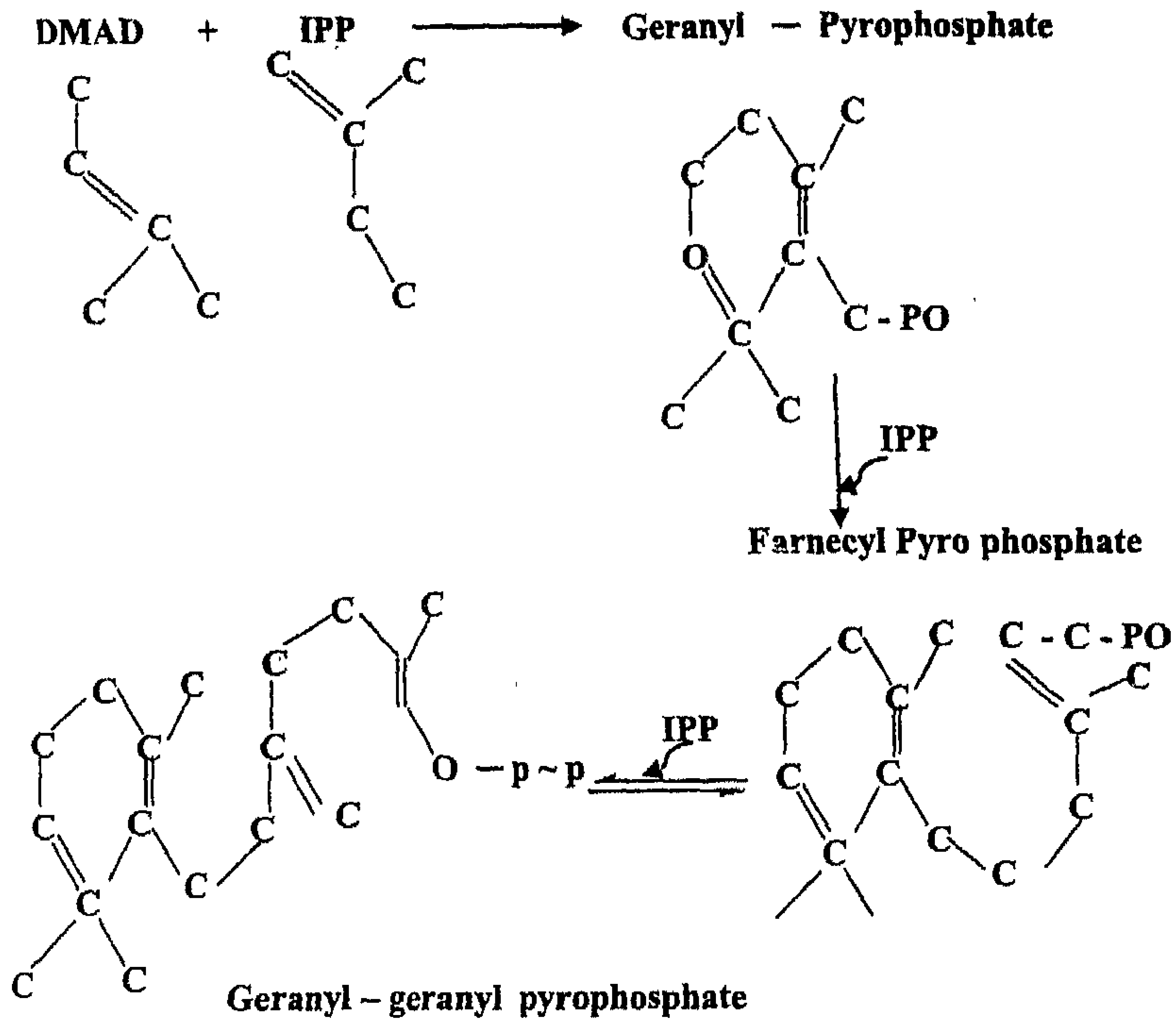
ويمكن تلخيص آلية هذا المسار فى التفاعلات الآتية :

أ- تخليق وحدة الأيزوبرين النشطة فى مسار حمض الميفالونيك The mevalonic Pathway



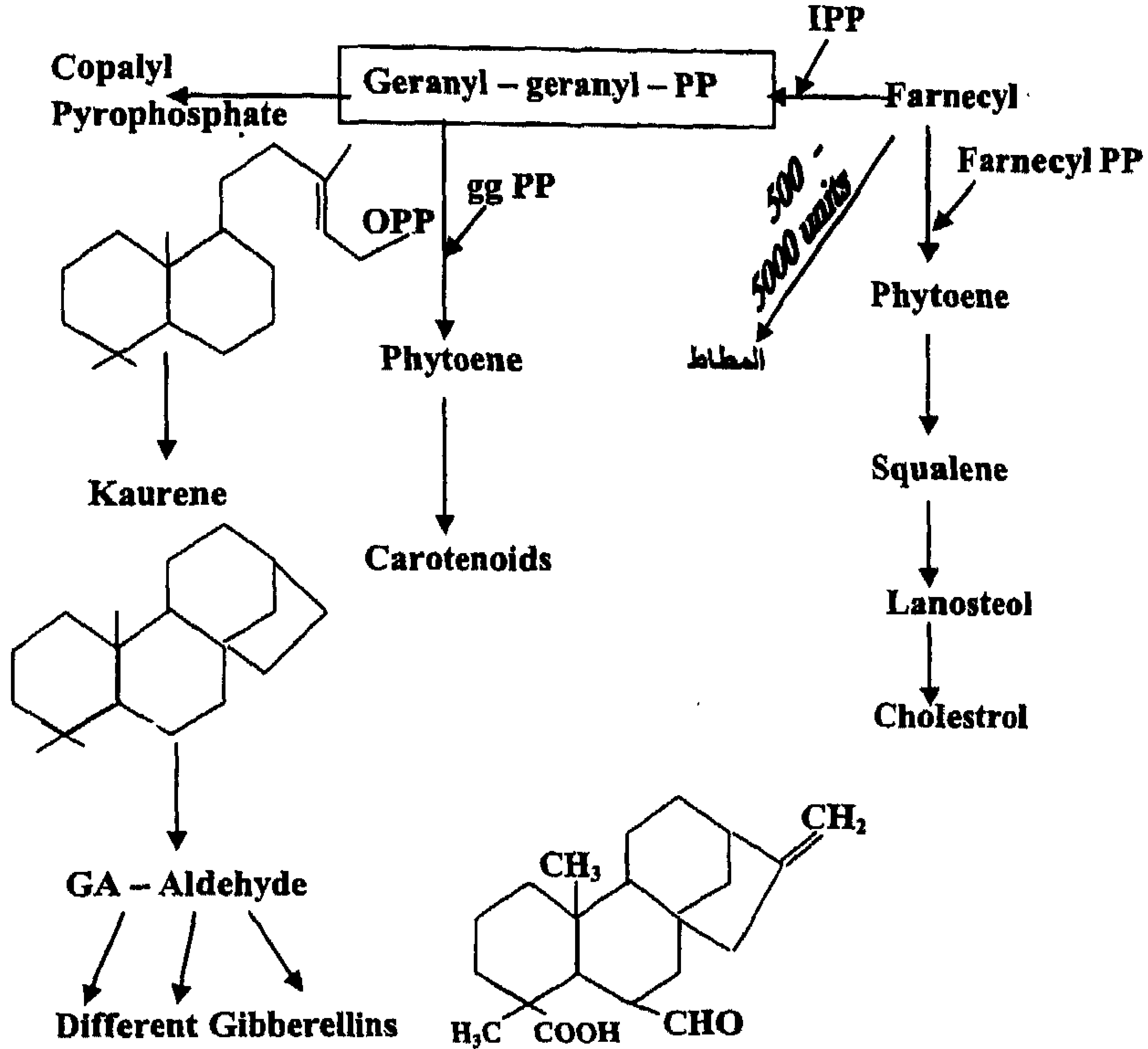
ب- تخليق الجيرانيل - جيرانيل بيروفوسفات

Geranyl – Geranyl Pyrophosphate synthesis

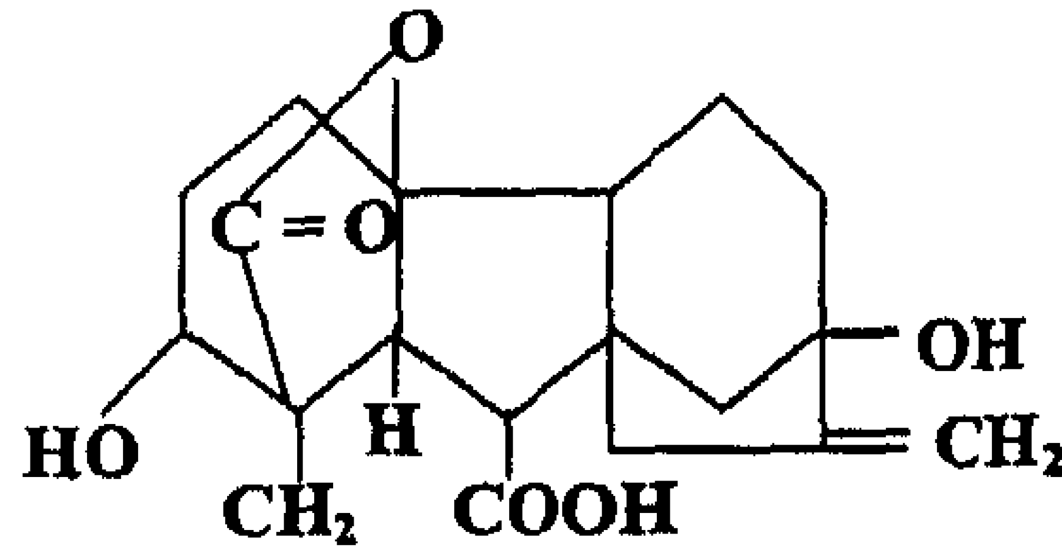


ومنه يتخلق كل من الجبريلينات ، والكاروتنيدات ، والمطاط ، والكولسترول ، وغيرهم ، وجميعها دهون غير قابلة للتصبن Nonsaponifiable lipids .

جـ - تخليق الجبريلينات Gibberellins synthesis



ومن الملاحظ أن الكاروتينات والزانتوفيلات ما هى إلا رباعى التربيين Tetraterpens بينما المطاط عديد التربينات . أما الجبريلينات فهى تحتوى جميعاً على 20 ذرة كربون .



Gibberelic acid

ويمكن تلخيص تفاعلات مسار الدورة فى الآتى :

١- تتكاثف جزيئات الإسيتيل CoA معاً ، حتى تكوين حمض الميفالونيك .

٢- يتحول حمض المفالونيك إلى أيزوبنتينيل بيروفوسفات (IPP) isopentenyl pyrophosphate ، وهو مركب خماسي الكربون ، بعد فقد ذرة كربون ، على صورة ثانى أكسيد الكربون CO_2 .

٣- تتكاثف 4 جزيئات من الأيزوبنتينيل بيروفوسفات IPP ، لتكوين ثنائى تربين، يعرف باسم جيرانيل – جيرانيل بيروفوسفات Geranyl geranyl – PP ، وهو مركب يحتوى على 20 ذرة كربون .

٤- يمر الأيزوبنتينيل بيروفوسفات IPP فى دورة ، يتم فيها غلق الحلقات ، ويتكون الكيورين Kaurene ، على مرحلتين ، تحت تأثير إنزيم Kaurene synthetase .

أ) يتحول الجيرانيل – جيرانيل بيروفوسفات G.G.PP إلى Copalylpyrophosphate .

ب) يتحول Copalyl –PP إلى Kaurene وهو المركب الدائرى الأول .

٥- يتأكسد Kaurene إلى Kaurenal kaurenol وحمض Kaurenoic .

٦- يتحول حمض Kaurenic ، فى مسار سلسلة التمثيل الغذائى ، إلى جبريلينات ، تتباين بتباين النباتات ؛ فهو GA_4 فى الفيوزاريوم Fusarium ، وهو GA_{12} فى الكوسة (اليقطين *Cucarbita pepo*) .

ومن الملاحظ ، أن الإنزيمات المستخدمة ، فى هذا المسار ، مازالت غير معروفة بالضبط ، رغم فصل العديد من الإنزيمات التى تحفز العديد من تفاعلات هذا المسار ، فى النبات . وأهمها إنزيم تخليق الكيورين Kaurene synthetase من المفالونيت ، وقد تم فصله من بذور الخيار البرى *Echinocystis macrocarpa* ، والبسلة *Pisum satvume* .

أدلة تخليق الجبريلين عن طريق حمض المفالونيك :

يؤيد مسار حمض المفالونيك ، لتخليق الجبريلين ، الأدلة الآتية :

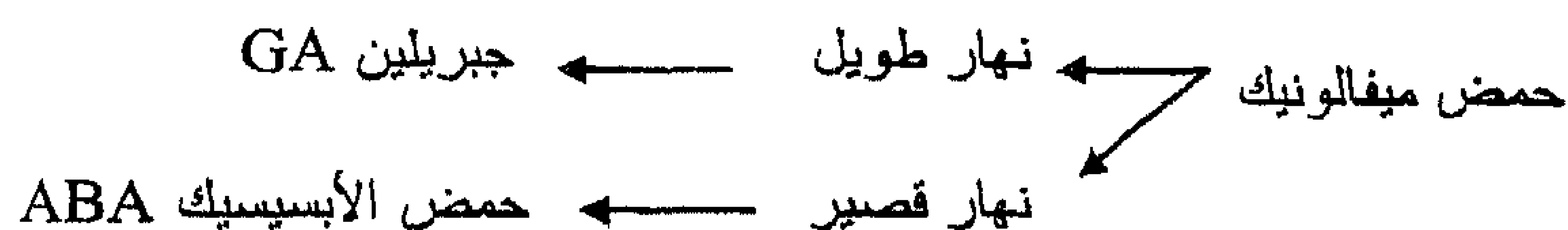
١- بإستخدام الكربون المشع فى مركب Acetyl CoA ، والمفالونيت ، يتجمع الإشعاع فى الجبريلينات الناتجة فى فطرة *F. fujikuroi* .

٢- وجد أن مركب Kaurene ، الذى يحتوى على الكربون المشع ^{14}C ، يتحول بسهولة ، إلى جبريلينات ، فى فطرة *G. fujikuroi* ، مما يدل على كونه مركب وسطى ، فى سلسلة مسار تفاعلات تخليق الجبريلين .

٣- كثير من المركبات الوسيطة المتكونة ، فى مسار تخليق الجبريلين ، تظهر إستجابات فسيولوجية مشابهة ، فقد وجد أن حمض Kaurenoic يحفز من نمو و نشاط الذرة القزمية ، والأرز القزمى . كما يساعد على تحرر إنزيم α amylase ، فى حبوب الشعير ، المنزوعة الجنين ، وهو يشير إلى إحتمالية تحويلها إلى جبريلين ، داخل النبات .

٤- تم إستخلاص عدد من الإنزيمات المحفزة لتفاعلات تخليق الجبريلين ومشتقاته، أو مركباته الوسيطة ، من النباتات الراقية ، كما تم إستخلاص الإنزيمات المسئولة عن تخليق الكيورين Kaurene من الميفالونيت ، من البذور الغير ناضجة للخيار البرى ، والثمار الغير ناضجة فى البسلة .

٥- تشجع ظروف النهار الطويل تحويل حمض الميفالونيك إلى جبريلين ، بينما تشجع ظروف النهار القصير ، تخليق حمض الأبسيسيك من الميفالونيت .



٦- يشجع الضوء الأحمر من زيادة تخليق الجبريلين ، ودرجة نشاطه الفسيولوجى ، فى بادرات الشعير الشاحبة etiolated . كما أن الإضاءة المستمرة ضرورة لتخليقه ، من Kaurene المشع .

فما هو الدور الذى يلعبه الضوء فى تخليق الجبريلينات ؟ خاصة ، وأن هناك ارتباط موجب بين نشاط صبغة الفيتوكروم ، ومحتوى الجبريلين ، ونشاطه الفسيولوجى ، وهى الصبغة التى تنشط فعاليتها بوجود الضوء الأحمر .

صور وجود الجبريلينات فى النبات :

توجد الجبريلينات فى النبات فى أى من الصورتين الآتيتين ، أو هما معاً :

١- الصورة الحرة .

٢- الصورة المرتبطة Combined (المقترنة Conjucated) .

والصورة الحرة هى الصورة النشطة فسيولوجياً ، وتذوب بسرعة فى الماء ، وهى أكثر إستقطاباً ، على عكس الصورة المرتبطة للجبريلين ، فهى غير فعالة فسيولوجياً ، أو تبدو كذلك ، فهى تمثل 0.2 – 0.5 % فقط من نشاط الصورة الحرة ، وهى تمثل الصورة الإختزانية للجبريلين ، وهى ، أيضاً ، صعبة الذوبان فى الماء ، وأقل إستقطاباً .

ومعظم الجبريلينات ، المرتبطة ، إما أن تقترن بمركبات معروفة ، أو قد ترتبط بمركبات غير معروفة ، ذات طبيعة إرتباط خاص . وتوجد الجبريلينات المقترنة بالمركبات المعروفة ، عادة ، فى شكل جلوكوسيدات نباتية ، أمكن التعرف على العديد منها ، فى البذور الناضجة والمخزنة .

والصورتان الحرة والمرتبطة توجدان ، عادة ، فى حالة إتزان فسيولوجى ، داخل النبات . وهى كظاهرة ، شائعة الحدوث ، حيث يتحرر الجبريلين الحر ، من جلوكوسيد الجبريلين ، عند إنبات البذور إنزيمياً ، كما يتحول الجبريبلين الحر ، وبسرعة ، إلى جلوكوسيد ، أو يرتبط ببعض البروتينات ، عند إضافته للنبات ، من الخارج ، إلا أن طبيعة الإرتباط غير معروفة بالضبط .

كما يمكن أن يتحول الجبريلين المخلّق ، أو المضاف إلى النبات ، من نوع لآخر ، داخل النسيج النباتى ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية ، وطبيعة نمو النبات ، وعما إذا كانت النباتات تنتمى إلى نبات النهار الطويل أو النهار القصير ، ومهما كان الحال كذلك ، فإن الإنزيمات المحفزة ، أو المثبطة لذلك ، غير معلومة .

هذا . . وقد يفقد الجبريلين الحر نشاطه ، بتحويله إلى أى صورة أخرى ، خلاف الصورة المرتبطة . مثل تحويله إلى حمض الألوجبريليك ، أو أحماض الجيرلينيك ، أو تغيير دورته الضوئية ، وانحرافه عن مسار تخليقه المعتاد ، تحت ظروف النهار القصير ، إلى حمض الأبسيسيك .

الجبريلينات الإصطناعية :

رغم التعرف على التركيب الكيماوى للجبريلينات ، بإستخدام طرق التحليل بالأشعة السينية ، ومطياف الكتلة ، والطرق الطبيعية الأخرى مثل NMR ، إلا أن محاولة تخليقية ، بالمعمل ، باءت ، حتى الآن ، بالفشل ، فهى جميعاً عبارة عن نواتج التحول الغذائى بالنباتات الراقية أو الفطريات .

وقد أستغلت نواتج مزارع بعض الفطريات ، فى تحضير المستحضرات التجارية المعروضة بالأسواق ، مثل GA_3 ، GA_4 ، GA_7 .

وتقسم الجبريلينات إلى جبريلينات متعادلة ، وأخرى حامضية ، والأخيرة هى الأكثر فعالية . ومن أمثلة الجبريلينات الحامضية : GA 1,3,4,5,7

وجميعها تحتوى فى تركيبها على :

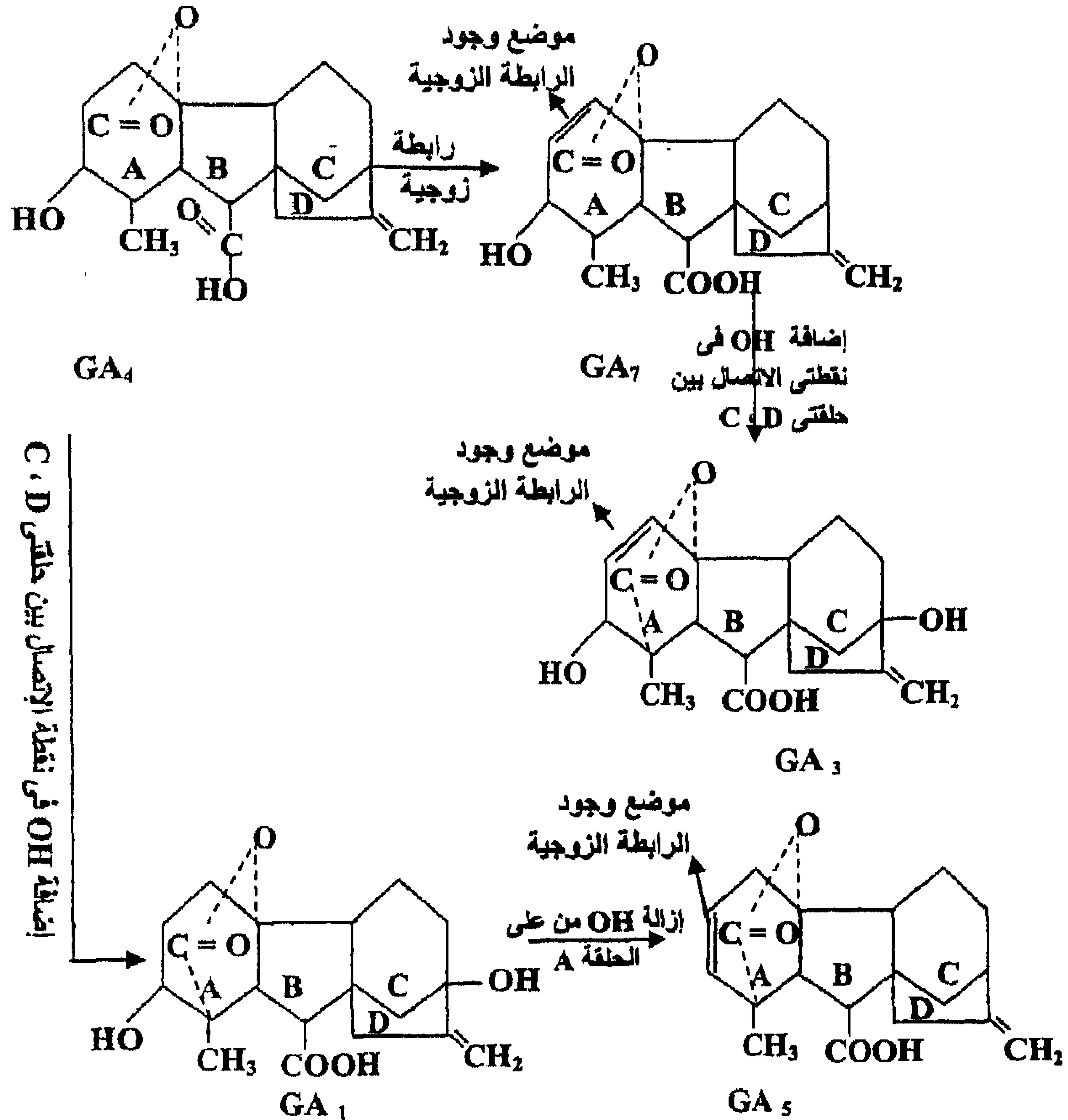
١- حلقة جيبان Gibbane . ٢- مجموعة لاكتون متصلة بالحلقة A . ٣- مجموعة كربوكسيل على الحلقة B .

وتختلف فيما بينها فى :

١- وجود ، أو غياب ، مجموعة الهيدروكسيل (OH -) ، والرابطة الزوجية على الحلقة A .

٢- وجود ، أو غياب ، مجموعة الهيدروكسيل (OH -) ، عند نقطة إتصال حلقتى D و C .

ولذلك فهى تختلف فى التركيب البنائى كما توضحه التراكيب الأتية :



إستخلاص و فصل وتنقية الجبريلينات

Extraction , Separation and Purification of Gibberellins

تم ، لأول مرة ، إستخلاص الجبريلينات ، من النباتات الراقية ، بعد فصل ستة أنواع منها من فطرة الفيوزاريوم *Fusarium* هى GA1,2,3,4,7,9 ، وذلك من بذور الفاصوليا الغير ناضجة . وقد تم التعرف على ثلاثة أنواع منها ، فى هذه البذور ، هى GA5,6,8 . كما إستخدم البرعم الطرفى ، لنبات عباد الشمس *Helianthus annus* فى ذلك . وإستخدم لهذا الغرض نفس الطريقة ، التى إستخدمت فى إستخلاص الأوكسينات من الفطرة ، بالإنتشار Diffusion technique . وفى هذه الطريقة ، تم تقطيع العضو النباتى ، المراد استخلاص الجبريلين منه ، إلى قطع ، ووضعها على قوالب آجار 1 – 2 % ، فى ظروف مناسبة ، من الإضاءة المستمرة ، والرطوبة المرتفعة ، لمدة كافية ، حتى تمام الإنتشار . وهى تتراوح ، عادة ، بين 12 – 24 ساعة ، ثم تم إستخلاص Extraction الجبريلين الناتج ، عن طريق الإنتشار ، وبالمذيبات العضوية organic solvent المعروفة مثل الميثانول ، أو الأسيتون ، أو أى منهما مع الماء ، ثم التبخير ، تحت ضغط منخفض ، للتخلص من المذيب العضوى . أما الطور المائى الناتج ، فيتم تحميضه حتى رقم pH 5 – 2 ، ثم يعاد استخلاص المستخلص الحامضى ، مع محلول الإيثايل أسيتيت ، ثم بكربونات الصوديوم . ثم يتم تبخير المستخلص ، المتحصل عليه ، تحت ضغط منخفض ، للحصول على خليط الجبريلين مع الشوائب المرتبطة به ، وهو مستخلص الجبريلين الخام .

ويتم فصل الجبريلين ، من المستخلص الخام ، بجهاز Gas liquid chromatrography ، أى بالتفريق اللونى الغازى ، فى وجود المرجع الطيفى للجبريلينات ، ثم تختبر الجبريلينات حيوياً ؛ بأى من الإختبارات الحيوية ، السابق الإشارة إليها ، مع الأوكسينات .

وتفيد طريقة الإنتشار فى معرفة كمية ، وأماكن تخليق ، الجبريلين ، فى أعضاء النبات المختبرة ، كما تفيد فى معرفة معدلات تخليقه ، فى المادة النباتية المختبرة ، مع الزمن .

ويمكن للحصول على الجبريلين النقى ، من المستخلص الخام ، بإستخدام أعمدة الكروماتوجرام ، التى تحتوى على مادة الإدمصاص charcoal – gelite ، ثم السماح للمستخلص الخام بالمرور خلالها ، حيث يدمص Adsorped الجبريلين ، على مادة الإدمصاص . ثم يستخلص Elute الجبريلين المدمص بإستخدام الأسيتون مع الماء .

ويمكن الكشف عن وجود الجبريلين وصفياً ، بإستخدام أيوديد البوتاسيوم ، حيث يتناسب كثافة اللون مع تركيز الجبريلين . أو بإضافة داى أمين حمض البكريك ، وتقاس كثافة اللون ، عند طول ٤١٥ نانومتر . كما يمكن تقديره كمياً بفصله من المستخلص الخام ، بإستخدام التفريد اللونى على الورق Paper chromatography ، أو بإستخدام الفصل الكروماتوجرافى على طبقات رقيقة من السليكاجيل ، أو على الأعمدة ذات الشحنات المتبادلة ، أو على طبقات رقيقة من السليلوز، أو أكسيد الألومنيوم ، أو بالمطياف الكتلى الكروموتوجرافى الغازى Combined gas chromatography – mass spectrometry .

وتفصل الجبريلينات إلى أنواعها ، وذلك بتعريض المادة المستخلصة الجبريلينية Elutant إلى تيار مضاد للتوزيع . حيث يتم إستخلاصه ، وتنقيته ، على ورق الكروماتوجراف ، أو ألواح الكروماتوجراف Slide chromatography الزجاجية .

وللكشف عن الجبريلينات ، ترش الأوراق ، أو الألواح ، بخليط من حمض الكبريتيك المركز والإيثانول ، ثم تسخن الألواح ، فى فرن على درجة حرارة 120° م ، لمدة 10 دقائق ، وتفحص أوراق الكروماتوجراف ، أو الألواح الزجاجية ، بالأشعة فوق البنفسجية UV ، فتبدى وميضا Fluorescence ، يتباين اللون والكثافة فيه بتباين الأنواع .

كما يمكن الكشف عن الجبريلين ، وفصله ، و تنقيته ، من المستخلص الخام ، بإستخدام المقياس الطيفى للكتلة mass spectrometry ، والفصل اللونى الغازى Gas chromatography . وهى طريقة حساسة جداً ، تبلغ درجة حساسيتها أقل من ١٠٠ ميكروجرام فى النسيج النباتى . وتستخدم حال وجود الجبريلينات بكمية ضئيلة للغاية. فيمكن الكشف عن كمية الجبريلين التى قد تقل أحياناً عن 1 ميكروجرام ، كما يمكن بها الكشف عن نوع الجبريلين الموجود بالمستخلص النباتى ، بمساعدة معيار طيف الكتلة . وهى فى هذه الحالة ، لا تحتاج إلى عينة أصلية من جبريلينات نقية ، خاصة أن الأخيرة قد يصعب الحصول عليها .

كما يمكن تحميل ووضع العينة الأصلية من الجبريلين ، كميعار مقارنة ، أو إسناد ، مع العينة المراد مقارنتها ، فى حوض الكروماتوجراف ، ومقارنة فيه R_F للجبريلين المعيارى ، مع العينة الغير معروفة ، من مستخلص النبات .

ولا تستعمل هذه الطريقة لتعيين قيمته Rf ، حيث تتشابه كثير من أنواع الجبريلينات فى هذه القيمة ، حتى وإن إختلفت المذيبات المستخدمة ، لوجود أكثر من جبريلين فى نفس الوقت . ويمكن إختبار الجبريلين ، الذى تم فصله ، بواسطة التحليل الكروماتوجرافى ، أيضاً ، وحيوياً ، بأى من الإختبارات الحيوية المعروفة ؛ كالذرة القزمية ، والبسلة القزمية ، والبيرون الشعير ، أو أى إختبار آخر .

الإختبارات الحيوية للجبريلينات Bioassay of Gibberellins

تعتمد الإختبارات الحيوية للجبريلينات ، على قياس أى من مظاهر الإستجابة الفسيولوجية للنبات ، أو أحد أعضائه ، كنتيجة طبيعية للمعاملة بالجبريلين . وتختلف هذه الإستجابات ، وتتعدد ، بإختلاف ، وتباين النباتات ، وأعمارها الفسيولوجية ، أو أطوار نموها ، وغيرها من العوامل . فالمعاملة بالجبريلين تساعد ، كثيراً ، فى كسر طور الكمون فى البذرة ، وتشجع إنباتها ، وكذا كسر سكون البراعم ، وزيادة نشاطها ونموها ، وتحقيق متطلبات البرودة فى النباتات التى تحتاج إليها ، وتأخير الشيخوخة ، ومنع تساقط الأوراق ، والتحكم فى كمية التزهير ، والنسبة الجنسية ؛ أى نوع الأزهار ، وتزيد من نسبة العقد والإثمار ، وتشجع من تكوين البذور ، كما يساعد الجبريلين فى

تحفيز نشاط انزيم amylase ∝ فى أجنة الحبوب وغيرها ، وإعاقة تكوين الجذور العرضية ، على العقل الساقية . ولعل أهم الإستجابات الفسيولوجية للجبريلين ، هو تحفيز الإستطالة السريعة ، لنمو السوق القزمية ، وغمد الريشة ، وهى أول ملاحظات لأثر الجبريلين على نبات الأرز . فقد وجد أن لوغاريتم الإستجابة للإستطالة تتناسب مع تركيز حمض الجبريليك فى النبات ، فى المدى بين 0.001 - 1 ميكوجرام / نبات.

وقد أستغلت هذه المظاهر جميعها ، فى الإختبارات الحيوية للجبريلين ، إلا أن أكثرها إستعمالاً ، ما يلى :

١- إختبار الذرة القرمزية Dwarf Maize test .

عند زراعة حبوب الذرة الشامية *Zea mays* ، يلاحظ تكوين بادرات طويلة بنسبة 75% ، وتظل النسبة الباقية من البادرات قزمية ، عاجزة عن الإستطالة . ويتحكم فى عامل التقزم هنا ، جين متنحى مفرد . وبمعاملة البادرات القزمية بالجبريلين تظهر إستجابة سريعة ، لسوق هذه البادرات ، وغمد الريشة فيها ، نحو الإستطالة . ويتناسب لوغاريتم الإستطالة مع لوغاريتم تركيز حمض الجبريليك ، فى المدى الذى أشرنا إليه من قبل . وهى علاقة تنطبق على حمض الجبريليك فقط ، دون غيره من الجبريلينات ، وعلى ذلك فإن أساس Principle الطريقة يعتمد على إستخدام الطفرة القزمية للذرة الشامية ، ومعاملتها بالجبريلين ، وقياس معدل الإستطالة الناشىء عن المعاملة ، ثم توضّح العلاقة البيانية بين لوغاريتم الإستجابة ولوغاريتم تركيز الجبريلين.

وتتم الطريقة *Procedure* على الخطوات الآتية :

١- تنقع حبوب الذرة الشامية *Zea mays* فى الماء ، لمدة 24 ساعة .

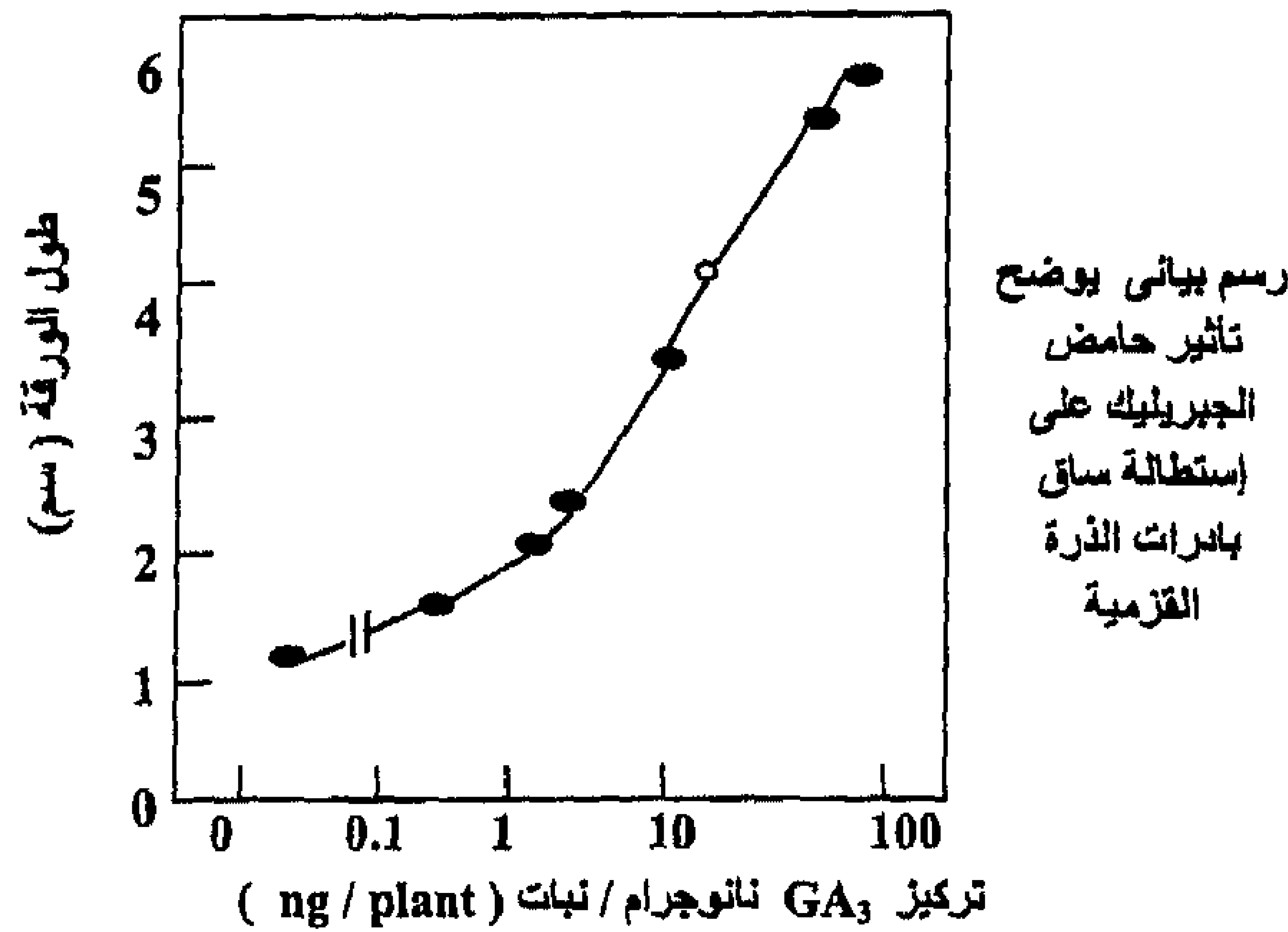
٢- تزرع بالصوبة الزجاجية ، أو السلكية ، أو فى صناديق خشبية ، تحتوى على بيئة مناسبة من الرمل أو Vermiculite . كما يمكن زراعتها فى أرض مستديمة ، بعد تجهيزها فى سطور ، شريطة أن يكون قوام التربة ، من النوع الخفيف ، حتى لا تتمزق جذور البادرات ، عند نزعها من التربة .

٣- بعد ظهور البادرات ، خلال 5 – 6 أيام ، تفرز البادرات القزمية (طولها حوالى 2 – 3 سم) عن البادرات الطويلة العادية وتجمع . يلاحظ أن الورقة الأولى والثانية فى البادرات القزمية ، لا تزال مثنية بشكل قمع ، ومغلفة بأغمادها .

٤- توضع الأوراق المنثنية ، فى حوض زجاجى ، يحتوى على محلول الجبريلين المراد إختياره ، بتركيز 100 ميكروجرام / لتر ، مضافاً إليه محلول Tween 20 ، كمادة ناشرة ، بمعدل 2 سم / لتر ، وتترك لمدة أسبوع .

٥- بعد مدة التجربة ، يقاس طول غمد الورقة الأولى والثانية .

٦- ترسم العلاقة الخطية بين لوغاريتم الإستجابة ، ولوغاريتم تركيز الجبريلين . ومن العلاقة ، تحسب كمية الجبريلين ، فى المحلول ، المراد إختباره ، كجبريلين ، مساو لحمض الجبريليك . كما يوضحه الشكل :



رسم بيانى يوضح تأثير حامض الجبريليك على إستطالة ساق بادرات الذرة القزمية

ويعاب على هذا الإختبار عدم الحساسية الكافية ، علاوة على صعوبة الحصول على حبوب الذرة القزمية بحالة نقية .

هذا . . ويمكن الإستعاضة عن إختيار الذرة القزمية بإختبار الأرز القزمى للسلالة النقية Tan - Ginboza cv .

إختيار إندوسبرم الشعير Barly Endosperm test

وأساس الطريقة Principle يعتمد على انطلاق وتحرر إنزيم $\propto$ amylase خلال إنبات حبوب الشعير ، الذى يعمل على تحليل النشا ، المدخر فى الأندوسبرم ، إنزيماً إلى جلوكوز ، ليستفيد منه الجنين . وفى غياب الجنين ، لا يتحرر هذا الجلوكوز . وقد وجد أن المعاملة بالجبريلين تساعد فى تحرر السكريات المختزلة ، على صورة جلوكوز من نشا إندوسبرم الحبوب . وقد إستغلت هذه الظاهرة فى الاختيار الحيوى للجبريلين ، فى غياب الجنين . وتتناسب كميتة مع لوغاريتم تركيز حمض الجبريليك ، فى مدى يتراوح بين 10^{-4} – 10^{-1} ميكروجرام / مليجرام جبريلين GA_3 .

وتتم الطريقة Procedure على الخطوات الآتية :

١- تعامل الحبوب ، المغلفة ، بحمض الكبرتيك المركز ، لمدة 1-2 دقيقة ، للتخلص من غلاف الحبة ، ثم تغسل جيداً بالماء العادى ، ثم الماء الجارى ، ثم الماء المقطر .

٢- تعقم الحبوب المعاملة ، سطحياً ، بمحلول الكلوروكس Chlorox (هيبوكلوريت الصوديوم) ثم تغسل بالماء المقطر .

٣- تزرع الحبوب فى تربة رطبة ، لمدة 24 ساعة ، فى أحواض ، أو أصص .

٤- يتم التخلص من الجنين ، بإزالة جزء الحبه السفلى ، الذى يحمل الجنين .

٥- توضع الأجزاء الإندوسبرمية للحبوب المعاملة (15- 10 قطعة) فى دورق مخروطى معقم ، ذو سعة مناسبة ، يحتوى على خليط من محلول حمض خليك وكلوريد كالسيوم ، درجة حموضتة تتراوح بين 8 – 4 .

٦- يضاف كمية معلومة من الجبريلين ، أو المستخلص النباتى الذى يتوقع وجود الجبريلين به .

٧- يضف كمية مناسبة من محلول كلوروفينوكول لمنع نمو البكتيريا .

٨- تحضن الدوارق المخروطية ، فى الظلام ، تحت درجة حرارة 25 درجة مئوية ، لمدة 36 – 48 ساعة ، مع التحريك ، كلما أمكن ذلك .

٩- تقدر كمية السكرات المختزلة الناتجة ، بإستخدام دليل Somogyi's ، وقياس شدة كثافة اللون بإستخدام أى جهاز Colorimeter أو Spectrophotometer ، عند طول موجة 0 D 560 نانومتر . مع ملاحظة أن كمية سكر الجلوكوز الناتج تتناسب مع تركيز حمض الجبريليك فى المدى من 10^{-4} - 10^{-1} ميكروجرام .

ويعاب على هذه الطريقة عدم خلو المذيبات العضوية ، المستخدمة فى إستخلاص الجبريلينات ، من الشوائب ، والتى قد تساعد فى تحرر الجلوكوز ، من النشا ، لا إنزيميا . علاوة على عدم دقتها الدقة الفائقة .

ويمكن الإعتماد على هذا الاختبار ، فى وجود الشروط التى تجعل قياس السكر المنطلق ناتجاً عن التأثير للجبريلين فقط ، وهى :

١- تقدير نشاط ∝ amylase بدلا من السكر .

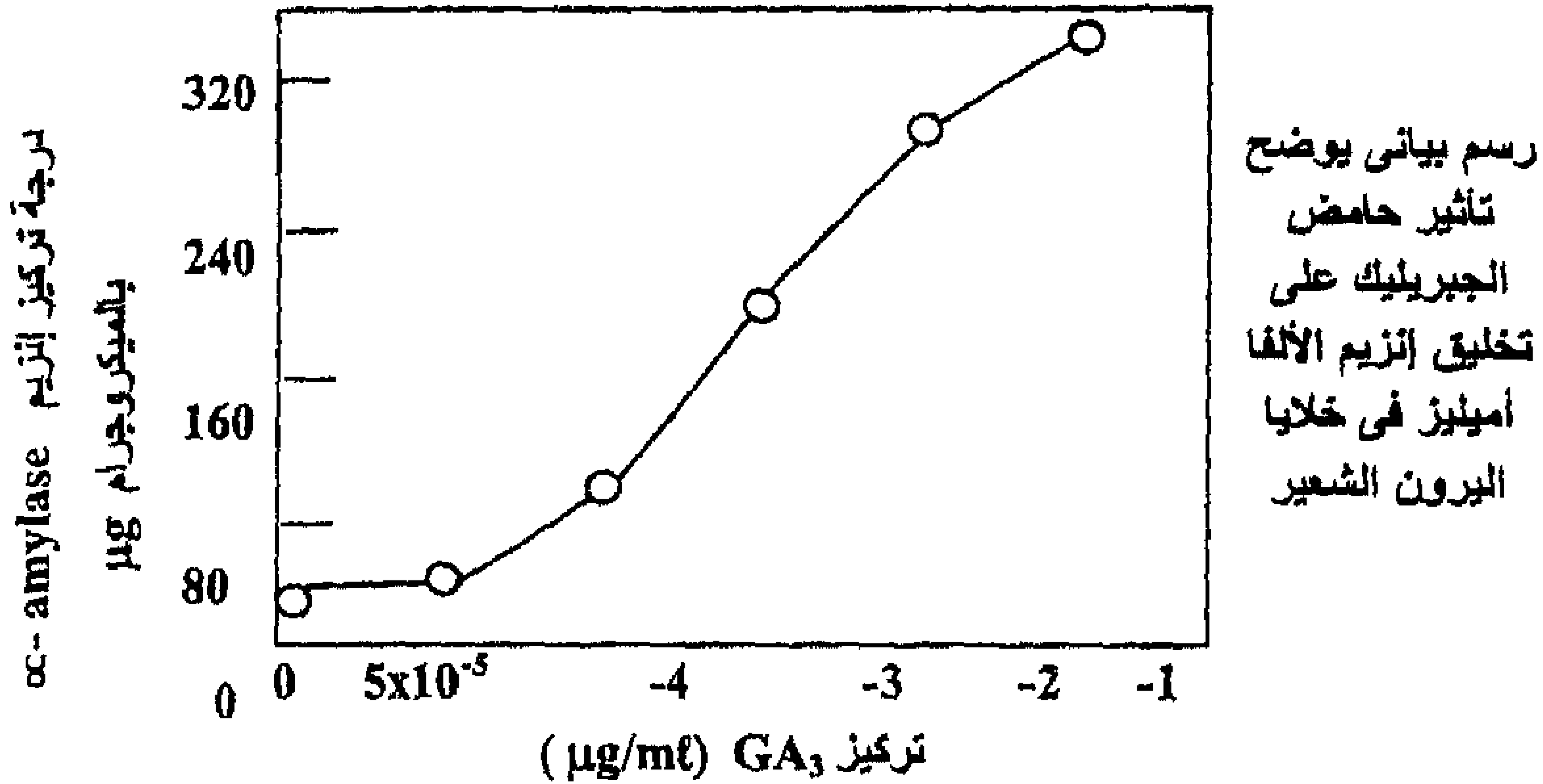
٢- استعمال طبقة الأليرون فقط ، بدلاً من طبقة الإندوسبرم الكاملة .

٣- المقارنة بمحلول معيارى من النشا الذائب .

٤- إضافة كمية معلومة من محلول أيوديد أيون البوتاسيوم (اليود) لإيقاف التفاعل .

٥- تقاس الكثافة البصرية ليوديد النشا المتكون ، الأزرق اللون ، عند طول موجة 620 نانومتر ، بمقياس الألوان ، أو بالمصدر الضوئى الطيفى المناسب .

مع ملاحظة أن خفض الكثافة البصرية تتناسب مع كمية ونشاط إنزيم ∝ amylase الموجودة ، وبالتالى تتناسب مع تركيز حمض الجبريليك حسب الشكل .



رسم بيانى يوضح تأثير حامض الجبريليك على تخليق إنزيم الألفا أميليز فى خلايا اليرون الشعير

الفصل الثالث والعشرون

التأثيرات الفسيولوجية للجبريلين

Physiological Effects of Gibberellins

- الإستطالة :
  - استطالة الساق .
  - أغلفة أوراق النجيليات .
  - الساق القزمية وراثياً .
  - الساق القصيرة .
  - إستطالة الجذور .
- إنعكاس تأثير الضوء الأحمر المثبط .
- إنبات البذور .
- كسر طور الكمون فى البذور ، والسكون فى البراعم – كمون البذرة – سكون البراعم .
- تكوين الجذور العرضية على العقل .
- العلاقة بين الجبريلين والتزهير :
  - الجبريلين والدفع للإزهار – الجبريلين والتأقت الحرارى – تنظيم أزهار النباتات المحايدة ضوئياً – تعويض إحتياجات نباتات النهار القصير – الجبريلين وهرمون الإزهار الإفتراضى – الجبريلين وتحديد الجنس – العقد البكرى .
- تكوين البذور .
- تكوين الثمار .
- تأخير الشيخوخة .
- التساقط .
- الإنتحاءات .

الفصل الثالث والعشرون

التأثيرات الفسيولوجية للجبريلينات

Physiological Effects of Gibberellins

أولاً : الإستطالة Elongation

أ- إستطالة الساق Stem elongation

تؤدى معاملة النبات ، الكامل ، بالجبريلين إلى استطالة خلاياه ، فيزداد طول السلاميات . وكذلك يزداد محور الورقة الطولى ، عن المحور العرضى ، ويختزل عدد الوريقات فى الورقة المركبة . ونتيجة لزيادة الخلايا فى الحجم ، يتوزع الكلوروفيل وينتشر على مساحة أكبر ، فينخفض تركيزه ، ويصبح اللون أخضر فاتح .

ومن الأمثلة الواضحة لتأثير الجبريلين ، على زيادة طول الساق ، هو إستطالة النباتات القزمية ، نتيجة لمعاملتها بالجبريليين .

فقد وجد أن الجبريلين يشجع من نمو ، وإستطالة ، الساق القزمية ، أو القصيرة القرصية ، خاصة للنباتات التى تنمو ، عادة ، فى الضوء الأحمر ، أما النباتات النامية فى الظلام ، والتى تظهر خاصية الشحوب الظلامى ، أو تلك النباتات التى يكون السوق فيها ذو عقد وسلاميات واضحة ، فإن تأثير الجبريلين على استطالتها ، يكون محدوداً .

ويرجع تأثير الجبريلين فى زيادة النمو الطولى للساق ، إلى تأثيره المنشط للإنقسام الخلوى الميتوزى ، لخلايا المرستيم القمى Apical meristem ، وتحت القمى Subapical meristem .

فضلاً عن ذلك ، يرى البعض ، أن للجبريلين تأثير يعوض counteracted التأثير المثبط لبعض المواد المثبطة للنمو ، مثل ؛ حامض الأبسبسيك ، وأن تأثيره يكون أسرع فى ظروف النهار الطويل ، عنه فى ظروف النهار القصير .

وتحدث إستطالة خلايا الساق ، عادة ، فى إتجاه المحور الطولى للنبات ، وبذلك تدفع المناطق المرستيمية إلى الأمام ، ويزداد النبات فى الطول والنمو . وتدل الأبحاث،

أن عملية الإنقسام ، والإستطالة ، ترتبطان بعضهما ببعض ، إرتباطاً وثيقاً ، فالخلية الناتجة عن الإنقسام إما أن تظل مرستيمية ، أو تستمر فى الإستطالة والتميز ، حتى تصل إلى حجمها الكامل ، والذى يحدده موقعها فى النسيج النباتى ، حيث تبلغ ، وتتخصص ، لكى تتلاءم مع وظيفتها الفسيولوجية المنوطة بها .

ويلعب التوازن الهرمونى بين الأوكسينات ، والجبريلينات ، والسيتوكينات ، دوره ، الهام ، المحدد لشكل ، وتركيب ، النبات الناتج ، والطريق الذى تسلكه الخلية . ويجب التنوية هنا ، أن إستطالة الساق ، تحت تأثير الجبريلين ، لا تكون من خلال زيادة العقد والسلاميات، فالنباتات المعاملة بالجبريلين ، وغير المعاملة به ، ذات عدد متساو ، تقريباً ، فى عدد العقد والسلاميات ، وهى صفة مرتبطة وراثيا ، غالباً . ولكنها ، أى الاستطالة ، راجعة ، فقط ، إلى تأثير الجبريلين على إسراع ، ودفع ، عملية الإستطالة ، لخلايا السلامية ، التى تتم حتى فى غياب الجبريلين .

وعلى ذلك ، يمكن أن نقول ، أن الجبريلين يؤثر على الإستطالة ، من خلال تشجيع الجبريلين لكل من إنقسام خلايا السلامية ، وإستطالتها ، خاصة إذا كانت النباتات غضة ؛ أى فى مرحلة النمو والنشاط . و كلما تقدم النبات فى العمر ، كلما فقد الجبريلين فعاليته . كما أن إستجابة النباتات النامية فى الضوء ، نحو الإستطالة ، تحت تأثير الجبريلين تكون ، عادة ، أفضل ، بكثير ، من إستجابة النباتات النامية فى الظلام ، وفى السوق القزمية والقصيرة ، أفضل منها فى السوق العادية .

ومن الملاحظ أن إنقسام الخلية الفعلى ، يسبقه ، عادة ، نشاط كبير فى التحولات الغذائية ، أهمها تخليق جزيئات البروتين ، ومركبات الطاقة ، وزيادة نشاط انزيم RNA ase ، وتراكم الأحماض الأمينية ، والنووية ، اللازمة لتكوين وازدواج الكروموزومات فى الأنوية الجديدة . ويلعب الجبريلين دوراً هاماً فى هذا الشأن . وبه يتجدد نشاط الخلية الجنينية ، من حيث كيفية الإنقسام ، ومعدل ذلك ، ثم إلى أى مدى تدخل الخلايا الناتجة فى مرحلة الإستطالة ، وإلى أى إتجاه ومتى تستمر .

ولفهم الكيفية التى يتخذ بها النبات شكله ، وتركيبه ، نتيجة المعاملة بالجبريلين ، حاول الكثيرون فهم العوامل الفسيولوجية ، الداخلية ، فى النبات ، التى تتحكم فى إنقسام الخلايا ، وإستطالتها ، تحت تأثير الجبريلين . ففى النبات النامى ، عادة ، تنقسم الخلية ، وتستطيل ، و يصعب فصل مرحلة الإستطالة عن مرحلة الإنقسام ، فهما مرحلتان متداخلتان ، بدرجة يصعب معها دراسة ظاهرة الإستطالة ، كمرحلة منفصلة . وقد وجد أن أفضل جزء نباتى لدراسة ظاهرة الإستطالة ، هو قمم أغلفة أوراق النجيليات Coleoptile، والذرة القزمية الوراثية *Zea mays* Genetic Dwarf . والسوق القزمية أو القصيرة (القرصية) .

ب- أغلفة أوراق النجيليات Coleoptile

تتميز قمة الغلاف ، عند تكوينها فى الجنين ، بإنقسام خلاياها ، دون إستطالة واضحة ، بادئ الأمر ، حتى تصل قمة الغلاف إلى حوالى 10سم طولا . ثم يتوقف بعده الإنقسام . وتبدأ الخلايا فى الإستطالة حتى تصل ، فى الظلام ، إلى حوالى 40 - 50 سم فى الشوفان . وبدراسة هذا السلوك الفسيولوجى ، وجد أن الإنقسام يصاحبه إرتفاع تركيز كل من إندول حمض الخليك والجبريلينات ، ويبدو أن الجبريلينات ، شأنها فى ذلك شأن الأوكسينات ، تخلّق فى خلايا القمة النامية ، رغم إختلاف ميكانيكية وإتجاه إنتقالها عنها . ويبدو كذلك أنها ، أى الجبريلينات ، هى المسئولة عن إستطالة خلايا الغمد ، إذا أخذنا فى الإعتبار مسئوليتها عن إستطالة النبات القزمى ، والذى لا تفيد معاملته بالأوكسين ، فى إحداث مثل هذه الإستطالة . ولاشك فى وجود علاقة تبادلية بين الأوكسينات ، والجبريلينات ، فى إحداث ظاهرة الإستطالة ، فى الخلايا القمية النامية .

ومن الطبيعى أن زيادة عدد الخلايا وإستطالتها ، تحت تأثير المنشطات ، لابد وأن يستتبعه زيادة حجم الخلايا . وهو لا يتأتى إلا إذا كانت خلاياها قابلة للتمدد ، بالمقدار الذى يكفى لإستيعاب هذه الزيادة . وقد وجد أن الجبريلين له تأثير فعال فى زيادة مرونة الجدر الخلوية الإبتدائية الرقيقة ، مما يساعد فى ضعف مقاومتها للتمدد والإستطالة ، بالإضافة إلى تأثيره الواضح على زيادة قوة الإمتصاص الأسموزية لها ،

وإنخفاض قوة ضغطها الجدارى ، أو ضغط الإمتلاء ، وهما العاملان المحددان للنمو والإستطالة .

ويمكن تصور ميكانيكية تأثير الجبريلين فى ذلك ، على أنه يدفع الخلية النباتية إلى إمتصاص الماء والأملاح الذائبة فيه ، نظراً لتأثيره على ارتفاع قوة إمتصاصها الأسموزية ، فيزداد الضغط الجدارى (الإمتلاء) لها ، و تضعف مقاومته ، وتتسع المسافات البينية بين جزيئات السليلوز المكونة له ، فتزداد مساحته ، لزيادة مرونته وتمدده ، ويصبح رقيقاً ، ولو وقف تأثير الجبريلين عند هذا الحد ، لتولد عنه هذه الزيادة السطحية ، مع زيادة حجم الخلية ، وإنخفاض قوة إمتصاصها الأسموزية ، ويحول وجود الجبريلين دون ذلك . فقد وجد أن الجبريلين يساعد فى تخليق البروتينات ، ويدفع إلى نشاط إنزيم RNA ase ، مما يتسبب عنه زيادة تخليق المواد اللازمة للسيتوبلازم والجدار ، فسرعان ما يترسب Apposition فى الفراغات بين جزيئات السليلوز ، المكونة للجدار ، الناتجة عن تمدده ، وتندمج فيها ، وتترسب عليها intussusception ، متحولا إلى جدار مرن Plastic أقل مرونة ، مقاوما بذلك ، ضغط الإمتلاء ، وهكذا تصل الخلية إلى الحجم الطبيعى .

وقد أشار العديد من الباحثين ، أن هذه المراحل المتتابعة ، متداخلة بشكل كبير ، وتتباين بتباين النباتات ، إلا أن التصور العام لظاهرة الإستطالة ، تحت تأثير الجبريلين ، تبدو وأنها ذات ميكانيكية معقدة .

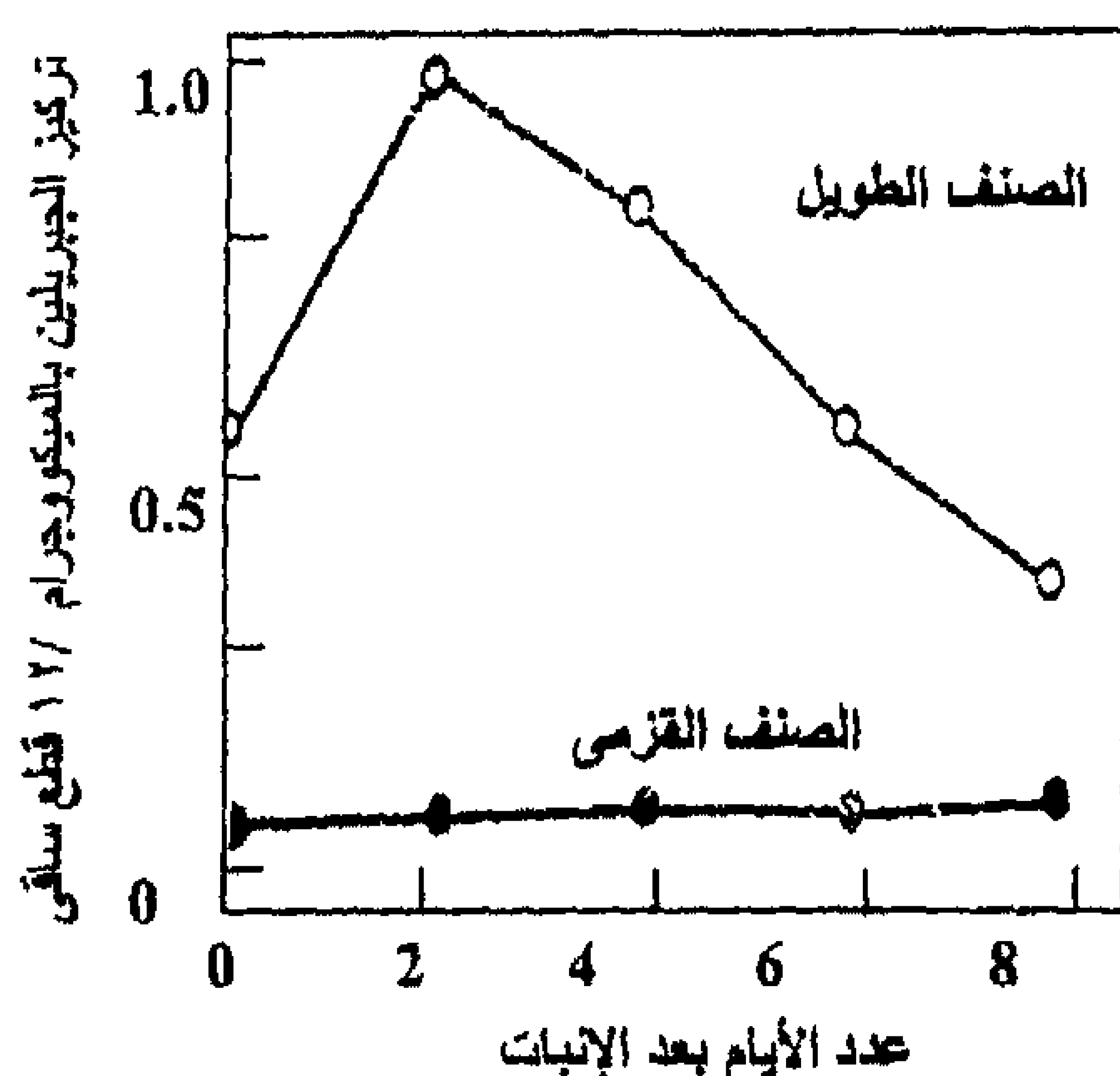
جـ - الساق القزمية وراثياً : Genetic dwarfs

سبق أن ذكرنا أن بعض طفرات الذرة الشامية ، تتميز بالتقزم الوراثى ، الناتج عن واحد من الجينات المتحكمة فى النمو . وتختلف نسبة وجود هذه الطفرة بين الأفراد الطويلة من ذات النوع . كما سبق أن ذكرنا ، أن الساق القزمية تستجيب وبسرعة للمعاملة بالجبريلين ، وتصبح مماثلة فى الطول للأفراد الطويلة المصاحبة . وتتناسب الإستجابة فى الطول طردياً ، مع درجة تركيز الجبريلين المستخدم . وقد إستغلت هذه الظاهرة فى الإخبارات الحيوية للجبريلين .

فقد وجد أن الطفرة المتقزمة من الذرة ، يرجع وجودها إلى ضعف تخليق الجبريلين فيها ، حيث ينخفض مستوى الجبريلين فى الطفرات القزمية عن الأفراد الطويلة . ويمكن لسوق الأفراد المتقزمة أن تستطيل ، وتتشابه مع أفرادها الطويلة ، إذا عوملت بالجبريلين ، وتم رفع مستواه فيها إلى مستوى الأفراد الطويلة .

ويرى آخرون ، أن عامل التقزم ، لا يرجع إلى إنخفاض نسبة الجبريلين فى النباتات القزمية عن أفرادها الطويلة . فقد وجد أن مستوى الجبريلين فى البسلة القزمية ، يكون مساوياً لمستواه فى الأفراد الطويلة . وقد عزى ذلك ، إلى أن عامل التقزم فى البسلة ، ليس هو نقص مستوى الجبريلين الداخلى ، كما فى الذرة ، ولكن إلى ضعف حساسية النباتات القزمية للجبريلين الداخلى ، أو وجود مثبطات للنمو فى النباتات القزمية ، وعدم وجودها فى الأفراد الطويلة ، أو لكلاهما معاً .

وفى الدراسات التى أجريت على نباتات الفربيتس الطويلة (الشكل أدناه)، وجد أن مستوى الجبريلين فى الأصناف القزمية يكون منخفضاً ، خلال فترة الإنبات فقط ، دون غيرها من فترات النمو ، بالمقارنة بالأفراد الطويلة ، والتى يكون فيها مستوى الجبريلين متجانساً ، ومرتفعاً ، طول فترة حياة النبات الكاملة .



رسم بيانى يوضح الفروق بين محتوى الجبريلين لأصناف الفربيتس الطويلة والقزمية

د- الساق القصيرة فى النباتات المتوردة Rosette Plants

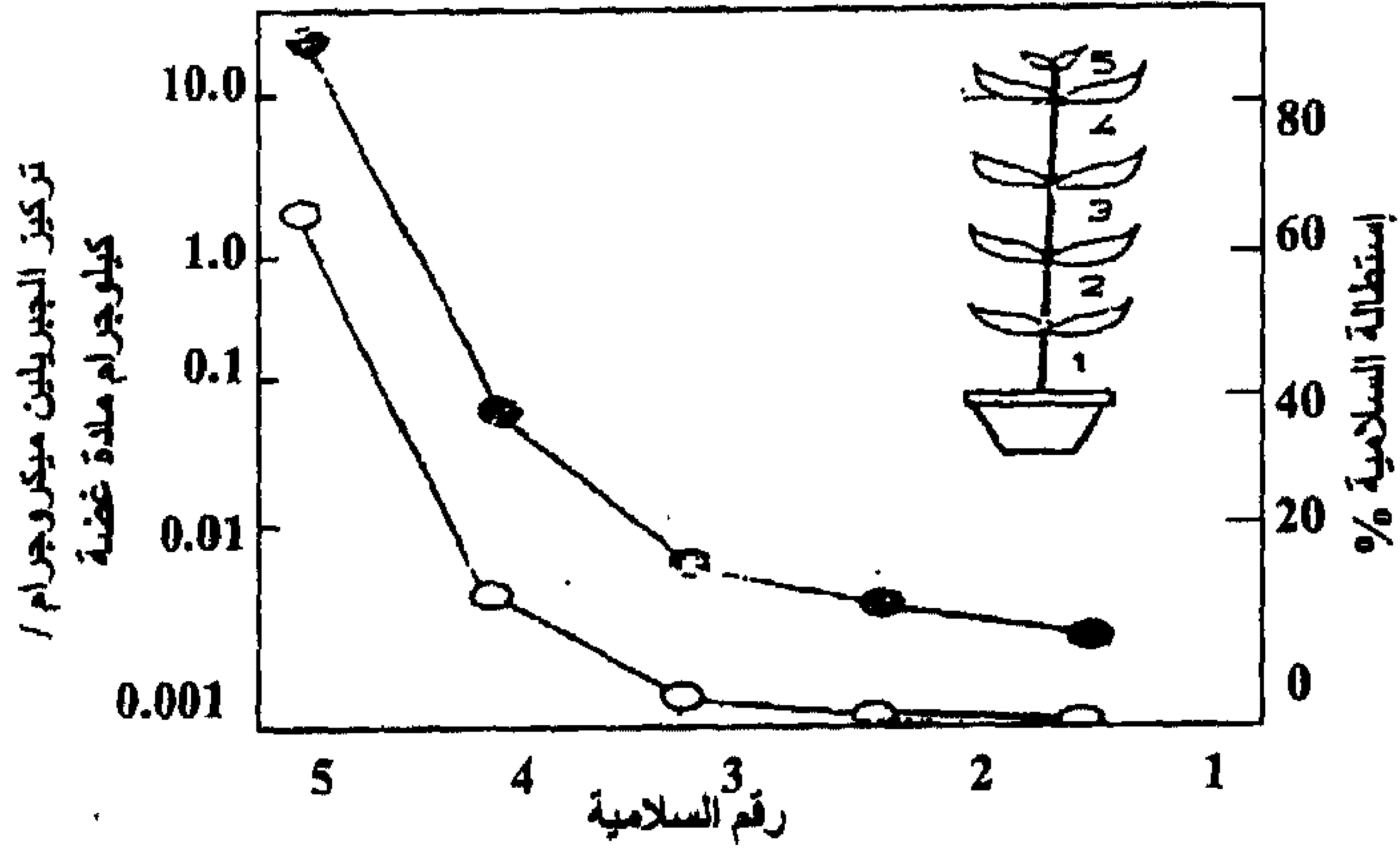
وتتميز بها الكثير من النباتات ، حيث تتزاحم الأوراق ، على عقد الساق المقاربة جداً ، فتظهر وكأنها نباتات متوردة Rosette plants تتزاحم فيها الأوراق ، ومن أمثلتها ، الجزر ، والفجل ، والبسلة ، والسكران *Hyoscyamus sp* . والساق القصيرة صفة وراثية ، وتفشل فيها السلاميات فى الإستطالة . فتبدو فى ظروف النهار القصير ، أو فى درجات الحرارة المرتفعة ، قرصية الشكل ، متوردة خضراء ، أما فى ظروف النهار الطويل ، أو فى درجات الحرارة المخفضة ، فتبدو العقد متباعدة ، وتستطيل السلاميات بسرعة ، مكونة الشمراخ الزهرى ، وتتباعد عليه الأوراق ، وتُدفع البراعم الخضرية ، نحو تكوين الأزهار ، ويزداد محصول مثل هذه النباتات ، عادة ، عند تعريضها ، فى مراحل النمو الأولى ، إلى درجات حرارة منخفضة ، وهو المعروف بالإرتباع Vernalization . ولعل أهم الأسباب الرئيسية لقصر الساق ، وعدم إستطالتها ، هو مستوى الجبريلين الداخلى ، المنخفض ، مقارنة بالساق الطويلة . فقد وجد أن :

١- انخفاض تركيز الجبريلين ، ومستوى الأوكسين ، فى النباتات قرصية الساق ، وزيادتهما فى مرحلة تكوين الشماريخ الزهرية ، تحت الظروف المناسبة ، من الضوء ، ودرجة الحرارية ، عند معاملتها .

٢- فشل النباتات قرصية الساق فى الإستطالة ، وتكوين الشماريخ الزهرية ، بمضادات الأوكسين ، أو الجبريلين ، مثل Amo 1618 أو الألارAlar ، حتى ولو كانت ظروف النمو ملائمة ، من حيث درجة الحرارة ، والضوء .

٣- الساق القرصية تزداد طولاً ، وبسرعة ، عند معاملتها بالجبريلين ، من الخارج ، حتى ولو كانت ظروف النمو غير ملائمة .

٤- معدل نمو السلاميات ، فى النباتات طويلة الساق ، يتباين بتباين تركيز الجبريلين الداخلى ، كما هو موضح بالشكل .



رسم بيانى يوضح مقدار النمو ، معبراً عنه بالإستطالة ، وعلاقته بمحتوى الجبريلين المنتشر ، فى خمسة سلاميات من ساق نبات عباد الشمس

هـ - نمو وإستطالة الجذور Root growth and its elongation

ثبت بالدليل القاطع ، أن قمة الجذور لها القدرة على تخليق الجبريلينات . وبالرغم من ذلك ، وعلى عكس الساق ، وجد أن معاملة الجذور ، المفصولة ، بالجبريلين ، لم تؤثر على إستطالة خلاياها ، بل قد يثبط من النمو ، فى الضوء والظلام ، على حد سواء ، وقد عزى ذلك ، إلى أن قمم الجذور خالية من منطقة المرستيم التحت قمى ، وهى مركز عمل الجبريلينات ، فى الساق القرصية أو القصيرة .

ويرى البعض ، أن الدور الذى يلعبه الجبريلين ، فى زيادة نسبة الإنبات ، للعديد من النباتات ، وتشجيع ، أو تحفيز ، نمو الجذور الدقيقة ، والشعيرات الجذرية ، فى البذور المعاملة ، ربما قد يرجع إلى تأثيره المحفز لنشاط الإنزيمات المحللة للغذاء المدخر ، فى البذور . حيث يتم تحليله إلى مواد أبسط ، يستطيع جنين البذرة الإستفادة منه ، فى النمو والنشاط .

ثانياً : إنعكاس تأثير الضوء الأحمر Reversal of Red light Effects

يثبط الضوء الأحمر من إستطالة النبات . فقد وجد أن معاملة نباتات الفاصوليا التى توقفت عن الإستطالة ، نتيجة لنموها فى الضوء ، بالجبريلين ، قد إستعادت قدرتها

على الإستطالة ، مرة أخرى ، عند معاملتها بالجبريلين . وقد دعت هذه الملاحظة إلى الإعتقاد بأن الضوء يثبط إستطالة النبات .

كما دعت الملاحظة ، بأن الجبريلين يزيد من نسبة إنبات البذور الحساسة ضوئياً ، إلى الاعتقاد بأهمية الضوء لإنبات مثل هذه البذور ، والتى تتم من خلال صبغة الفيتوكروم ، كما أسلفنا ، والتى تتغير صورتها ، وتأثيرها الفسيولوجى ، طبقا لمحتواها الطاقى . كما دعت الملاحظة بتساوى الجبريلين المستخلص ، كما ونوعا ، فى الأنواع القزمية والعادية للذرة ، والبسلة ، عند نموها فى الضوء والظلام على حد سواء ، دعت هذه الملاحظات إلى الإعتقاد بأن ظاهرة التقزم ، أو القصر الفسيولوجى ، لهذه النباتات ، لا يظهر عند نموها فى الظلام ، ويمكنها أن تظهر ، فقط ، فى النباتات النامية فى الطيف الأحمر من الضوء ، وأن إضافة الجبريلين الخارجى للنباتات القزمية ، تؤدى إلى إستطالتها فى الضوء . كما دعت هذه الملاحظات إلى الإعتقاد ، بأهمية الجبريلين فى إنعكاس ، أو إزالة ، تأثير أطياف الضوء الأحمر ، على النباتات القزمية Reversal of red light effects ، وقد يتم ذلك من خلال تأثيره على فقد حساسية النسيج النباتى للجبريلين الداخلى ، فى وجود الضوء . أو قد يؤدى وجود الضوء ، إلى تخليق بعض مثبطات النمو ، أو مضادات الجبريلين ، التى تحول دون إستجابة النبات للجبريلين .

وقد وجد أن تأثير الجبريلين فى إنعكاس تأثير الضوء الأحمر ، يتباين كثيراً بين النباتات ، لتداخلها ، وبشكل معقد ، مع تأثيرات درجة الحرارة ، رغم إختلاف ميكانيكية تأثير درجة الحرارة ، عن ميكانيكية عمل نظام الفيتوكروم ، القابل للإنعكاس.

ثالثاً : إنبات البذور Seed germination

يعنى إنبات البذرة ، معاودة الجنين للنشاط والنمو ، ويتم ذلك بخطوات متتابعة، بدءً من تشرب الماء وإمتصاصه ، وحتى تكشف الجنين وزيادته فى الحجم ، المصحوب ، غالباً وليس دائماً ، بزيادة الوزن . وتمر البذور ، خلال تلك المراحل ، بتغيرات فيزيقية ، وأخرى كيموحيوية ، تتباين بتباين نوع البذرة ، ونوع المواد المدخرة بها . ويؤثر فى ذلك ، العديد من العوامل المؤثرة على الإنبات .

وقد دعت الملاحظة بإمكانية تعويض أثر درجة الحرارة المخفضة ، فى البذور الكامنة ، وأهمية الضوء فى البذور الحساسة ضوئياً ، بإستخدام الجبريلين ، بأهميته فى الإنبات . فقد وجد أن معاملة حبوب النجيليات ، وبذور البقوليات ، بالجبريلين ، أدت إلى زيادة نسبة ، ومعدل ، الإنبات فيها . وقد عزى ذلك إلى زيادة نشاط إنزيم ∝ amylase ، وأثره فى تحليل النشا المدخر إلى سكر ذائب ، فى الحالة الأولى ، وزيادة نشاط إنزيمات Proteases ، وتحليل البروتين المدخر ، إلى أحماض أمينية ، فى الحالة الثانية . وقد دلت الأبحاث ، على أن الجبريلين المرتبط فى صورة (جلوكوسيدية) والمتراكم فى طبقة الأليرون بالحبوب ، تبدأ فى التحلل . وعلى أثر ذلك ، تزداد نسبة الجبريلينات الحرة ، والمواد المنشطة المصاحبة ، فى البذور ، بعد تشرب البذرة للماء مباشرة ، وخلال عملية امتصاصه .

وقد تبع زيادة الجبريلينات الحرة زيادة فى معدل نشاط الإنزيمات المحللة ، للمواد الغذائية المدخرة ، وخاصة ∝ amalyse فى الحبوب ، وعند طبقة الأليرون . والإنزيمات المحللة للبروتين Proteases فى البقوليات الأندوسبرمية ، كما لوحظ زيادة نشاط الإنزيمات المحللة للجدر الخلوية مثل السليوليز Cellucase ، كما لوحظ أيضاً زيادة نشاط إنزيمات Ribonulease (RNA ase) والبيروكسيديزات .

وقد فسر ذلك ، بوجود الجبريلين المرتبط فى خلايا طبقة الأليرون ، فى حبوب ذات الفلقة الواحدة ، وفى الإندوسبرم ، أو فى فلقات بذور ذوات الفلقتين . وعلى ذلك، أعتبر أن وظيفة الجنين ، فى الأطوار الأولى المبكرة ، عند الإنبات فى ذوات الفلقتين ، قد تختلف عنها فى ذوات الفلقة الواحدة ، كما قد تختلف ، أيضاً ، آلية تحليل المواد المدخرة ، إلى مكوناتها الأولية ، وإنتقالها بين الأنسجة الخلوية للجنين ، بإختلاف الصنف النباتى . وعلى العموم ، فإن محصلة النشاط الإنزيمى ، خلال مراحل من التحول الغذائى المختلفة ، هو تحليل المواد المدخرة ، الغير قابلة للذوبان ، إلى مواد ذائبة ، لكى يستفيد منها الجنين ، فى النمو والنشاط .

ويرى بعض الباحثين ، أن الجبريلين هو المسئول عن تخليق انزيم RNA ase ، فى البذرة ، ونشاط الإنزيمات الأخرى ، اللازمة لتحليل المواد المدخرة ، فى البذور .

كما أنه ، أى الجبريلين ، له دور واضح فى تنظيم العلاقة بين الضوء ، ودرجة الحرارة ، وأثرها على إنبات البذرة ، ونمو البادرة الناتجة ، من خلال نظام عمل صبغة الفيتوكروم ، والتى تتغير صورتها ، وتأثيرها الفسيولوجى ، طبقاً لمحتواها الطاقى ، برغم إختلاف ميكانيكية عمل كل منهما .

ويؤكد هذا الرأى المهتمون بمجال زراعة الأنسجة **Tissue culture** بإستخدام الأجنة المفصولة . فالأخيرة يمكنها الإنبات والنمو ، فى وجود الجبريلين ، وتفشل ، تماماً ، فى عدم وجوده ، حتى وإن توافر ، فى بيئة النمو الصناعية ، جميع المواد اللازمة للنمو والنشاط . أى أن دور الجبريلين فى الإنبات ، يكون من خلال تأثيره المباشر ، على الجنين نفسه ، وليس وظيفته إحداث تغيرات تركيبية ، أو فسيولوجية ، فى الأنسجة المحيطة بالجنين ، أو تغير فى طبيعة ، وشكل ، المواد الغذائية المدخرة ، أو حتى فى التأثير على النشاط الإنزيمى .

ويرى آخرون ، أن تأثير الجبريلين على الإنبات ، قد يكون تأثيراً مشتركاً Additive . حيث يؤثر كل من الجنين ، وخلاياه المحيطة ، وخاصة طبقة الأليرون ، فى النجيليات ، والأندوسبرم ، فى ذوات الفلقتين ، من خلال دفع الأنسجة الجنينية ، المرستيمية ، للانقسام المباشر ، وتشجيع إستطالتها وتكشفها .

رابعاً : كسر طور الكمون فى البذور والسكون فى البراعم :

وجد أن المعاملة بالجبريلين ، تؤدى إلى كسر طور الكمون ، وإنهاؤه داخل البذور ، والبراعم الساكنة لأنواع نباتية كثيرة .

أ- كمون البذرة Seed dormancy :

يعنى كمون البذرة ، توقفها عن الإنبات ، أو النمو الظاهرى ، أو بقائها فى حالة النمو الأدنى ، والفعالية المنخفضة ، غير النشطة ، حتى وإن توافر لها الظروف البيئية الملائمة . وبالرغم من الأهمية الفسيولوجية لكمون البذرة فى منع الإنبات ، فى فترات معينة ، إلا أن العوامل المسببة للكمون ترجع إلى بعض من العوامل الداخلية

المرتبطة بالبذرة ذاتها ، وهى مرتبطة وراثياً بالنوع النباتى ، وتحول دون إستمرار النمو أوالنشاط ، وهو المعروف بالكمون الأولى Primary dormancy ، وهو الأكثر شيوعاً . وفى هذا الكمون ، تفشل البذور ، غالباً ، فى الإنبات بعد الحصاد مباشرة ، حتى وإن تعرضت لظروف بيئية مثالية للإنبات . وتحتاج مثل هذه البذور ، لكى تنبت ، إلى مرور فترة زمنية ، بعد النضج Over ripenning ، يتم فيها إستكمال إحتياجات خاصة ، يكون من شأنها ، حدوث تغيرات فسيولوجية متباينة ، ضرورية ، ولازمة لمعاودة النمو والنشاط .

وهناك أنواع من البذور يمكنها الإنبات عقب الحصاد مباشرة ، ولكنها تفقد حيويتها ، وقدرتها على الإنبات والنشاط ، تدريجياً ، مع الزمن ، إذا حفظت لفترة ما بعد الحصاد . أو تغيرت أحد الظروف البيئية ، وهو المعروف بالكمون الثانوى Secondary dormancy ، فالماء ، والهواء ، ودرجة الحرارة ، والضوء ، والنوع النباتى ، من أهم العوامل المؤثرة على سكون البذرة الثانوى من عدمه ، فإذا تغيرت إحدى العوامل البيئية الأساسية اللازمة للإنبات ، لغير صالح النمو والنشاط ، دفُعت البذور نحو السكون الثانوى . وتظل كذلك ، حتى بعد نقلها إلى ظروف ملائمة ، أو تحسين هذه الظروف .

والعوامل المسببة للكمون فى البذور كثيرة ، وعديدة ، منها (١) الكمون المتسبب عن صلابة غطاء البذرة Seed cout بأنواعه المختلفة وهو المعروف بالكمون الطبيعى Physical ، المانع لنفاذية الماء ، وتبادل الهواء والغازات المصاحبة ، والكمون الميكانيكى Mechanical dormancy ؛ حيث يقاوم غطاء البذرة نمو الجنين ، (٢) الكمون المورفولوجى Morphological dormancy ، الراجع إلى الأجنة الناقصة التكوين ، أو الغير مكتملة النمو أو الأجنة الأثرية . (٣) كمون الجنين ذاته .(٤) الكمون الكيماوى Chemical dormancy .(٥) الكمون الفسيولوجى Physiological dormancy .

وما يهمنا هنا ، الأنواع الثلاثة الأخيرة ، والتى يمكن فيها بإستخدام الجبريلين ، كسر طور الكمون بالبذور ، وإستعادة نشاط ونمو الجنين .

فالأجنة الكامنة ظاهرة شائعة فى بذور أشجار ، وشجيرات ، المناطق المعتدلة، والباردة ، حيث تكون الأجنة كاملة التكوين ، ولكنها تحتاج لفترة ما بعد النضج ، لحدوث تغيرات فسيولوجية خاصة ، يكون من شأنها معاودة الجنين لنموه ولنشاطه ، كما فى البذور ذات النواة الحجرية ، والصنوبر . ويمكن كسر كمون مثل هذه البذور ، صناعياً ، بالكمر البارد Cold stratification . أما الكمون الكيماوى Chemical ، فهو ظاهرة شائعة فى بذور الموالح ، والقرعيات ، والفاكهة ذات النواة الحجرية ، والتفاح ، والكمثرى ، والعنب ، والطماطم ، ولب ، وعصير الثمار ، وغيرها . ويرجع ذلك إلى وجود بعض مثبطات الإنبات Inhibitors ؛ مثل الكيومارين Coumarin ، وحمض الأبسيسيك ABA ، وغيرهما . وهى خاصة طبيعية ، لضمان عدم إنبات مثل هذه البذور ، خلال فترة معينة ، وحتى توافر الظروف الملائمة ، ضماناً لحفظ النوع . ويتباين أماكن وجود مثل هذه المثبطات بتباين النباتات . فقد توجد فى الجنين نفسه ، كما فى بذور عباد الشمس ، أو بالإندوسبرم ، كما فى بذور الأيريس ، أو فى القصرة ، كما فى بذور الكرنب ، والخس ، أو بالقرب من الجنين ، كما فى بذور الرجلة . ويمكن كسر كمون مثل هذه البذور بإستخدام الجبريلينات .

كما وجد أن معاملة بذور أنواع نباتية كثيرة بالجبريلين ، أدت إلى كسر السكون الفسيولوجى ، الناتج عن حاجة البذرة للمعاملة بالحرارة المنخفضة ، تحت ظروف رطوبة مرتفعة . ومعنى ذلك ، أن المعاملة بالجبريلين عوضت counteracted ما تقوم به عملية التنضيد Stratification أو الكمر البارد . وقد اشتهرت بذور نباتات الفصيلة القلقاسية Araliceae باستجابتها لمعاملات الجبريلين فى كسر سكونها ، وإسراع إكتمال نضج أجنتها فسيولوجيا .

ويمكن للجبريلين ، أيضا ، كسر سكون البذرة ، الناتج عن حاجتها لظروف ضوئية خاصة ، فقد وجد أن المعاملة بالجبريلين ، كسرت كمون بذور الخس ، والدخان ، وساعدت من إنبات بذورها ، وهذه البذور تحتاج إلى إحتياجات ضوئية خاصة ، حتى تنبت . كما أمكن تعويض الإحتياجات الضوئية لبذور أصناف من

الفراولة ، بالمعاملة بالجبريلين GA_4 ، بتركيز يتراوح بين 10 – 50 جزء فى المليون .

أما الكمون الفسيولوجى Physiological dormancy ، فتتميز به بذور النباتات العشبية ، التى تنمو طبيعياً ، فى المناطق المعتدلة . ويتراوح فترة هذا النوع من الكمون بين 1 – 6 شهور ؛ حيث تتحكم فيه عدة عوامل داخلية ، فى أنسجة البذرة نفسها .

والعامل الأساسى المنظم لهذا النوع من السكون ، هو درجة التوازن بين كل من مثبطات ومنشطات النمو . ويتحكم فى ميكانيكية التوازن هذه ، ثلاث مجموعات من الهرمونات النباتية ، هى : الجبريلين ، والمثبطات ، والسيتوكينينات . حيث يختفى التأثير المنشط للجبريلين ، على الإنبات ، فى وجود المثبطات . بينما يشجع وجود السيتوكينينات من كسر كمون هذه البذور ، من خلال تأثيره المضاد ، أو المانع ، لوجود أثر المنشطات .

وفيما يلى أهم نتائج التجارب ، التى ظهر فيها الأثر المنشط للجبريلين ، فى كسر كمون البذرة ، الراجع إلى كل من كمون الجنين نفسه ، الكمون الكيماوى ، والكمون الفسيولوجى .

١– أدى إستخدام التنضميد الصناعى (الكمر البارد Cold stratification) إلى كسر كمون الجنين ، فى البذور ذات النواة الحجرية ، لأشجار وشجيرات المناطق المعتدلة والباردة . وتم ذلك من خلال إحداث تغيرات مورفولوجية ، حسنت من نفاذية أغلفة البذور للماء والهواء ، وشجعت من إستطالة ونمو الجنين ، وإختفاء المثبطات ، وخاصة نسبة حمض الأبسيسيك ABA ، وتخليق وبناء المنشطات ؛ مثل الجبريلين والسيتوكينين ، وتحسين مستوى العناصر الغذائية ، والأحماض الأمينية ، والعضوية ، وحفزت من النشاط الإنزيمى . كما سبب التنضيد فى زيادة معدل التنفس . وقد وجد أن الجبريلين يمكنه أن يحل محل التنضيد الصناعى ، فى بعض الحالات ؛ أى تستبدل الحاجة إلى

البرودة بإضافة الجبريلين ، وبذلك يمكن لمثل هذه البذور أن تنبت فى الظروف الدافئة.

٢–فى البذور الحساسة للضوء (التى يشجع الضوء إنباتها ، أو قد يكون ضرورى للإنبات) كما فى بذور الخس ، وجد أن غمر بذور الخس صنف grand rapids فى الماء ، حتى الانتفاخ ، ثم تعريضها لكثافة ضوئية مناسبة ، لمدة 8 ساعات ، أدى إلى زيادة نسبة إنباتها . كما وجد أن الطيف الأحمر عند طول موجة 660 nm نانومتر ، هو المسئول عن هذه الإستجابة . وقد وجد أنه يمكن استبدال الحاجة للضوء الأحمر ، فى إنبات البذور الحساسة ضوئياً ، بإضافة الجبريلين ، أى أن الجبريلين تمكن من تعويض متطلبات ، مثل هذه البذور ، من الضوء الأحمر ، ودفعت البذور الحساسة ضوئياً ، الساكنة ، إلى الإنبات ، حتى فى وجود الظلام ، ودون الحاجة للضوء . أو بمعنى آخر ، تمكن الجبريلين من تعويض متطلبات الضوء ،اللازمة للبذور الحساسة ضوئياً.

كما أثبتت التجارب ، أن تأثير كل من الضوء الأحمر ، والجبريلين ، هى تأثيرات متداخلة ، ويحفز تأثير كل منهما الآخر ؛ أى تأثير تنشيطى أو إضافى Synergistic or Additive effect .

ومن ناحية أخرى ، وجد أن تعريض البذور الحساسة ضوئيا ، المعاملة بالجبريلين مسبقاً ، إلى الضوء ، أدى إلى تحويل صبغة الفيتوكروم ، من الصورة المثبطة للإنبات Pr 660 ، إلى الصورة Pfr730 ؛ وهى الصورة المشجعة للإنبات ، بالرغم من عدم وجود الأدلة التى تثبت العلاقة بين الجبريلين وصورة الصبغة pfr 730 ، وبالرغم ، أيضا ، من عدم معرفة العلاقة بينهما ، أو الآلية التى تحكم هذه العلاقة .

٣–وجد أن المعاملة بالجبريلين يمكنها أن تحل محل الظلام ، فى إنبات البذور الساكنة الحساسة للظلام (أى التى يكون الظلام فيها ضرورى للإنبات ، أو يشجع من ذلك) كما فى بذور نباتات *Phacelta tanaecetifolia* و *Nemophila insignis* . وقد أدت المعاملة بالجبريلين ، فى مثل هذه

البذور ، إلى نقص محتوى حمض الأبسيسيك ABA ، وتحسن درجة التوازن بين المثبطات والمنشطات ، فكلاهما مضاد للتأثير الفسيولوجى للآخر Antagonistic .

٤- فى البذور ذات الكمون الفسيولوجى ، وجد أن المعاملة بالجبريلين ، أو السيتوكينينات ، أدت إلى زيادة نسبة الإنبات ، بشرط عدم سكون الجنين نفسه. ويرجع السبب فى الحالة الأولى ، إلى زيادة نسبة المنشطات ، على حساب نسبة المثبطات . وفى الحالة الثانية ، إلى تأثير السيتوكينينات ، فى إيقاف نشاط المثبطات ، المسببة لكمون البذرة .

ب- سكون البراعم Bud Dormancy :

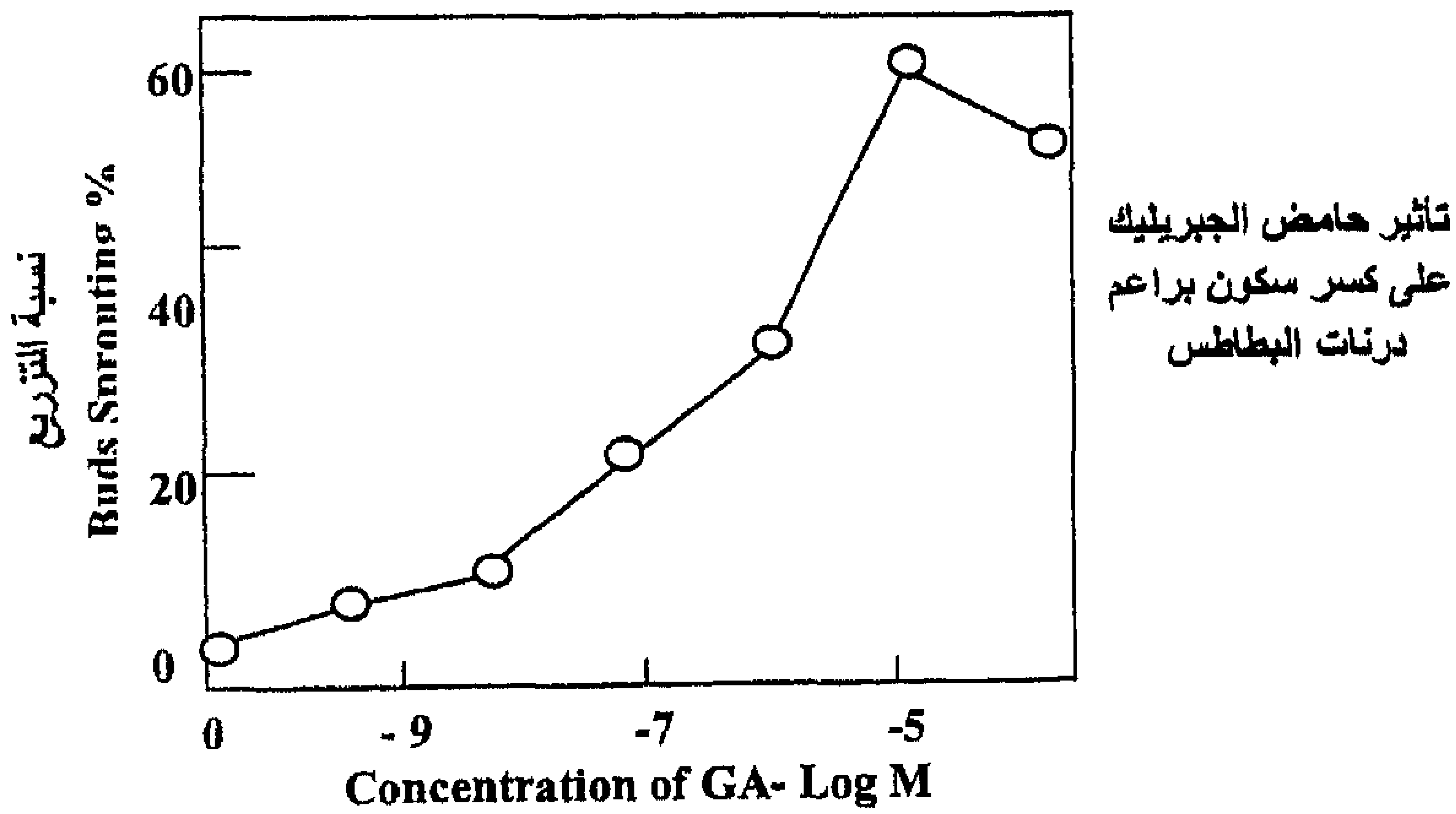
لا يتوقف النشاط الفسيولوجى لبراعم الأشجار ، والشجيرات ، المتساقطة الأوراق فحسب ، تحت ظروف درجة الحرارة المنخفضة . فى فصل الشتاء ، بل قد تدخل ، وخاصة فى المناطق المعتدلة ، فى طور السكون ، ويطلق على النبات ، فى هذه الحالة ، بأنه نبات ساكن . حيث تغطى البراعم بأوراق حرشفية ، عند بداية الخريف ، وقد يرجع ذلك إلى الفترة الضوئية القصيرة ، السائدة ، خلال فصل الخريف. وقد يتوقف النبات عن النمو والنشاط ، رغم أن ظروفه البيئية كلها قد تكون مناسبة ، وقد يرجع السبب ، فى ذلك ، إلى عوامل داخلية ، ويطلق على النبات ، فى هذه الحالة ، بأنه فى طور الراحة . ومن أمثلة ذلك ، عدم قدرة براعم عيون درنات البطاطس الحديثة ، بعد الجنى مباشرة ، من النمو . إذ لا تتكشف براعمها ، مهما كانت الظروف ملائمة ، إلا بعد انتهاء طور الراحة ، والتى يتم خلالها تحسن الميزان الهرمونى ، لصالح النمو والنشاط .

وقد تنمو بعض الأعضاء النباتية ، فى بعض الأشجار ، مع بقاء أعضاء أخرى لذات النبات ، ساكنة . مثل ، نمو البرعم الطرفى ، على حساب عدم نمو البراعم الجانبية ، بعيداً عن ظاهرة السيادة القمية .

وقد وجد أن براعم الأشجار ، متساقطة الأوراق ، تستعيد نشاطها الفسيولوجى ، والنمو ، مع الربيع . وقد عزى ذلك إلى أهمية درجة الحرارة المنخفضة ، خلال الشتاء ، فى كسر سكون البراعم . حيث ينخفض ، تحت تأثير درجة الحرارة المنخفضة، مستوى حمض الأبسيسيك ABA ، ويزداد مستوى الجبريلين ، تماماً ، كما يحدث تحت ظروف النهار الطويل ، والتى تسبب إنخفاض المثبطات ، على حساب زيادة المنشطات، فى بعض النباتات .

وقد وجد أن الجبريلين يمكنه تعويض متطلبات الحاجة إلى النهار الطويل ، كما يمكنه أن يحل محل أثر درجة الحرارة المنخفضة ، فى كسر سكون البراعم ، ويعوض متطلباتها لمثل هذا النبات ، ويرجع ذلك لتغير مستوى التوازن الهرمونى الداخلى ، لصالح النمو والنشاط .

ولقد أدت معاملة البراعم الساكنة بالجبريلين GA_3 ، بتركيز يتراوح بين 100 – 400 جزء فى المليون ، إلى تنشيطها ، بالأشجار الخشبية ؛ وأشجار ، وشجيرات ، الفاكهة المتساقطة الأوراق، ودرنات البطاطس الساكنة و اللازمة لكسر طور الراحة فى تلك البراعم . حيث عوضت المعاملة بالجبريلين الإحتياجات الحرارية المنخفضة ، اللازمة لخروجها من طور السكون . ويوضح الشكل التالى تأثير الجبريلين على كسر سكون البراعم فى درنات البطاطس .



تأثير حامض الجبريليك على كسر سكون براعم درنات البطاطس

خامساً: تكوين الجذور العرضية Adventitious roots formation

يتباين تأثير الجبريلين على تكوين الجذور العرضية ، على العقل الساقية ، بتباين النباتات . وعلى العموم ، وجد أن معاملة العقل الساقية لمعظم النباتات ، بالجبريلين ، ثبط من تكوين الجذور العرضية ، حيث كُبح إنقسام الخلايا المنشئة للجذور وإستطالتها. وإستثناء من هذه القاعدة ، فقد وجد أن الجبريلين ينشط من تكوين منشئات الجذور فقط، رغم عدم تأثيره على إستطالتها ، فى كل من البطاطس ، والبريوفيلم *Bryophllum* .

سادساً : الحداثة Juvenility

تتباين كثيراً فترة النمو الخضرى ، أى فترة ما قبل التزهير (الحداثة Juvenility) بتباين النباتات . فقد تزهر النباتات ، عادة ، بعد الإنتهاء من فترة النمو الخضرى ، تحت الظروف البيئية المناسبة . وقد تزهر خلال ، وأثناء ، هذه الفترة . إلا أن بعض النباتات ؛ مثل الأشجار متساقطة الأوراق ، قد تتكشف البراعم الزهرية فيها أولاً ، وقبل الدخول فى فترة النمو الخضرى . وفى الأشجار المعمرة ، الخشبية ، قد تتراوح فترة الحداثة ، قبل التزهير ، بين عدة شهور وعدة سنوات .

وقد ترجع عدم قدرة النبات على التزهير ، خلال فترة الحداثة ، إلى عدم تخليق ، أو إنخفاض تركيز ، المنشطات البيئية ، اللازمة للإزهار ، أو إلى إنخفاض حساسية أوراق المجموع الخضرى ، لإستقبال المنشطات اللازمة لتحويل البرعم الخضرى إلى زهرى . والتى يرى البعض ، أن من بينها الجبريلين .

ففى الظروف البيئية الطبيعية ، وجد أن نبات البريوفيلم *Bryophyllum* تحتاج لكى تزهر ، إلى المرور بفترة حداثة ، يستمر فيها النمو الخضرى لحوالى عامين . وقد أمكن دفعها للإزهار ، بعد ثلاثة أشهر فقط ، عند معاملتها بالجبريليين .

كما وجد أن بعض معراة البذور ؛ مثل سرو أريزونا (فصيلة السرو Taxodaceae) تحتاج إلى فترة حداثة تتراوح بين 4 – 5 سنوات ، لإنتاج مخاريطها الزهرية ، فى الظروف الطبيعية . وقد أمكن دفعها لتكوين هذه المخاريط ، خلال

شهرين فقط ، عند معاملتها بالجبريلين . وقد وجد أن الكمية المطلوبة ، من الجبريلين ، اللازمة لدفع مثل هذه النباتات للإزهار ، تتناقص تدريجياً ، كلما تقدم النبات فى العمر .

وقد دعت ، هذه الملاحظات ، إلى الإعتقاد بأن الجبريلين ينظم عملية التحويل من طور النمو الخضرى ، وإنهاء طور الحداثة ، إلى طور النمو الزهرى . وفى الأحوال الطبيعية ، أى دون إستخدام الجبريلين ، لا يصل تركيز الجبريلين إلى الحد الحرج ، اللازم لإنهاء طور النمو الخضرى ، خلال فترة الحداثة ، ومع زيادة النبات فى العمر ، تزداد قدرة النبات على تخليق الجبريلين . فإذا ما وصل تركيزه إلى الحد الحرج اللازم للإزهار ، ينهى بنفسه ، وتلقائياً ، طور النمو الخضرى فيه ، ويزهر النبات ، إيذاناً بدخوله طور البلوغ ، والنضج ، وحتى يصير حطاماً . وقد يؤيد ذلك، ملاحظة إختلاف شكل ، وتركيب ، الأوراق فى طور الحداثة ، عنه فى طور البلوغ ، فهى راحية ، منبسطة ، ومسننة فى العنب ، خلال طور النمو الخضرى ، ومنتصبة غير مسننة ، أى كاملة الحافة ، عند دخولها طور الإزهار ، و يوحى هذا باختلاف وظائفها فى الحالتين .

ولعل أهم الإعتراضات على هذا الإعتقاد ، والذى يفترض أن الجبريلين هو أحد المنشطات اللازمة للإزهار ، ما يلى :

١- بفرض أن استخدام الجبرلين ينهى طور الحداثة ، ودافعاً لطور البلوغ ، فى النباتات ، فإن هذه الحقيقة خاصة ببعض النباتات فقط ، دون غيرها ، بل على العكس من ذلك ، فقد وجد أن إضافة الجبريلين ، تزيد من فترة الحداثة ، والنمو الخضرى ، فى بعض النباتات ، كالبطاطس . كما أن حبل المساكين البالغ ، إرتد إلى حاله النمو الخضرى والحداثة ، عند معاملته بالجبريلين .

٢- عدم إستجابة معظم الأشجار الخشبية ، المعمرة ، للتزهير ، وإنهاء طور الحداثة بها ، تحت تأثير الجبريلين .

ولذلك يبدو أن آلية ، تحويل البراعم الخضرية إلى زهرية ، هى آلية أكثر تعقيداً من هذا الإعتقاد .

سابعاً : العلاقة بين الجبريلينات والتزهير

١ – الجبريلين والدفع للإزهار Induction of Flowering

سبق أن ذكرنا ، أن هناك عدة عوامل بيئية محددة ، لها تأثيراتها الفسيولوجية فى دفع النبات للإزهار ، وإنتقاله من مرحلة النمو الخضرى إلى مرحلة النمو الزهرى. ففى حدود التركيب الوراثى للنبات ، يختلف السلوك . ولعل أهم العوامل البيئية ، هى شدة الضوء ، وفترات الإضاءة والظلام ، ودرجة الحرارة ، ونسبة الرطوبة ، و النسبة بين الكربوهيدرات والنيتروجين الداخلى ، والارتباع والعوامل المؤثرة عليه . وهذه العوامل مجتمعة ، أو أيهما ، هى التى تدفع تفاعلاً ما ، أو مجموعة تفاعلات ، كيموحيوية ، يكون من شأنها تخليق ، ما أطلق عليه تجاوزاً ، هرمون الأزهار ، الفلورجين Floregein أو صبغة الفيتوكروم Phytocrome . وهى صبغة تتخلق ، عادة ، فى الأوراق النشطة فسيولوجياً ، خلال فترة الحداثة ، والنمو الخضرى النشط ، وبتغير حالتها الفيزيقية ، وتأثيراتها الفسيولوجية ، بتغير الطيف الضوئى الذى تستقبله .

وبصفة عامة ، فقد وجد أن الجبريلين يشجع من عملية الإزهار فى النبات ، خاصة فى النباتات التى تحتاج إلى فترات إضاءة طويلة (طويلة النهار) ، أو التى تحتاج إلى فترة برودة لإزهارها . وعلى عكس ذلك ، فلم يكن للجبريلين أى تأثير على الإزهار فى معاملة النباتات قصيرة النهار ، بل قد تؤدى المعاملة به إلى تأخير إزهار مثل هذه النباتات ، أو منعه ، حتى ولو نميت تحت ظروف النهار القصير ، وكذلك الحال بالنسبة للنباتات المحايدة (التى ليس لها إحتياجات ضوئية معينة) ، أدت المعاملة بالجبريلين ، لمثل هذه النباتات ، إلى تأخير الإزهار بها . وقد علل هذا ، بأن الجبريلين ، فى هذه النباتات ، يقوم بتنشيط النمو الخضرى ، على حساب عملية الإزهار .

ويمكن تفسير آلية ، أو ميكانيكية ، تأثير الجبريلين ، ودوره فى دفع النباتات للإزهار ، من خلال تأثيره على إزالة البروتينات القاعدية (الهستونات Histones) المغلفة للجينات المسئولة عن عملية الإزهار ، وينتج عن ذلك ، زيادة معدل تخليق ،

وتراكم الحامض النووى الريبوزى RNA ، والبروتينات ؛ اللازمة للإزهار ، وذلك لإنخفاض كمية الهستونات ؛ وما يترتب على ذلك من إرتفاع النسبة بين RNA : الهستونات ، لصالح عملية التزهير ، حيث تتم هذه الزيادة ، فى فترة الظلام ، اللازمة لإنتاج هرمون الإزهار .

فما هو دور الجبريلين فى هذا الشأن ؟ خاصة أن إستجابة ، وسلوك ، النبات للتزهير نفسه ، يختلف إختلافاً كبيراً ، بين النباتات ، تحت تأثير الجبريلين . فبعض النباتات يمكن دفعها للإزهار بإستخدام الجبريلين ، وأخرى يزداد فيها فترة النمو الخضرى بالمعاملة . فكيف يمكن إثبات دور الجبريلين ؟ . يرى البعض ، أنه يمكن حسم ذلك بتقدير كمية ، ونوع ، الجبريلين الداخلى ، فى النبات ، على فترات متعاقبة ، منتظمة ، وحتى مرحلة التزهير ، ثم إيجاد العلاقة بينهما . بينما يرى آخرون ، معاملة النبات بمعوقات النمو ، المسئولة عن منع ، أو كبح ، تخليق الجبريلين . ودراسة أثر ذلك ، ومتابعة الأثر على التزهير ، ثم مقارنة هذا التأثير بتأثير إضافة الجبريلين ، خارجياً، لتعويض النقص الخارجى ، المتسبب عن إستخدام معوقات النمو .

وعلى العموم يمكن تلخيص أهم النتائج المتحصل عليها ، بشأن دور ، وأهمية، الجبريلين فى الإزهار ، فيما يلى :

أ- الجبريلين فى نباتات النهار الطويل :

وهى نباتات الليل القصير ، أى أنها نباتات لا تزهر إلا إذا تعرضت لفترة إضاءة يومية تزيد عن فترة حرجة معية ، وإذا قلّت عنها تستمر النباتات فى النمو الخضرى ، ومن أمثلتها معظم نباتات الزينة ، والخس ، والسبانخ ، والشعير ، Silene و Crepis والبرسيم وغيرها .

وقد وجد أن معالجة مثل هذه النباتات ، بالجبريلين ، يقلل من فترة الإضاءة الحرجة ، اللازمة لإزهار مثل هذه النباتات ، ومن ثم دفعها للإزهار ، ويختلف وضوح هذا التأثير بإختلاف النباتات . فقد يكون التأثير معدوماً ، أو قليلاً ، فى نباتات النهار الطويل ، ذوات السوق المميزة موروفولوجياً ، إلى عقد وسلاميات واضحة ، أما النباتات ذات السوق القصيرة (القرصية) أو المتقزمة ، وهى نباتات وردية عادة

Rosette ، يتزاحم عليها الأوراق لتقارب العقد ، فتظهر إستجابة واضحة ، عند معالجتها بالجبريلين ، حيث تستطيل السلاميات ، إستطالة واضحة ، وبسرعة ، تنتهى بتكوين الإزهار ، التى تتجمع على شمراخ زهرى طويل . وفى النباتات الأخيرة (ذوات السوق القرصية) وجد أن تأثير الجبريلين الفسيولوجى ، يتباين بتباين نوع الجبريلين المستخدم ، فقد وجد أن GA_3 أكثر نشاطاً عن الجبريلينات الأخرى ، فى دفع النبات *Silene armeria* للتزهير . كما أن لكل نوع أثر فسيولوجى مخالف للآخر . فقد دلت التجارب ، أن بعض الجبريلينات تسبب تكوين الشمراخ الزهرى فقط ، بإستطالة السلاميات ، بينما يؤثر البعض الآخر ، على كمية الإزهار المتكونة ، وربما نوع الجنس فيها .

ولعل أهم الدلائل التى تشير إلى أهمية الجبريلين ، فى تعويض أهمية فترة الإضاءة ، ودفع نباتات النهار الطويل ، ذات السوق القرصية للأزهار ، ما يلى :

١- إرتفاع مستوى الجبريلين الكلى ، وأشباه الجبريلين ، فى أوراق هذه النباتات ، كلما تقدمت نحو الإزهار ، كما فى السبانخ ، والدخان ، وغيرهما .

٢- وجود إختلافات فى أنواع الجبريلينات المختلفة ، بين الحالة الخضرية ، عنها فى الحالة الزهرية .

٣- فشل بعض الطرز الوراثية للقرنفل الأحمر *Trifolium pratense* فى الإزهار ، تحت جميع الظروف الملائمة ، وغير الملائمة للإزهار ، حيث تظل فى طور النمو الخضرى ، ويرجع ذلك إلى عدم إحتوائها على الجبريلين ، ويمكن دفع مثل هذه النباتات للإزهار عند معاملتها بالجبريلين .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن الجبريلين يمكنه تعويض الفترة الضوئية اللازمة للدفع للإزهار ، فى نباتات النهار الطويل . ويقصد هنا بالدورة الدافعة للإزهار ، أى دورة ضوئية خلال اليوم الواحد ، لازمة لدفع الإزهار لنبات ما . وهى فى نباتات النهار الطويل ٩ ساعات ظلام + 15 ساعة إضاءة على الأقل ، كما فى نبات الكريزانثوم أو الأراولا . وقد تحتاج بعض النباتات ، لكى تزهر ، إلى دورة واحدة ، بينما تحتاج أخرى ، إلى أكثر من دورة ، حتى يصبح النبات مؤهلاً للإزهار ، فقد وجد

أن نبات *Samolus parviflorus* يحتاج ، لكى يزهر ، إلى ثمان دورات يومية ، ذات نهار طويل ، يتم خلال هذه الدورات الثمانية ، تخليق الهرمون الدافع للإزهار .

وقد وجد أن معالجة مثل هذه النباتات ، بالجبريلين الخارجى ، تحت ظروف النهار الطويل ، أدت إلى خفض المدة اللازمة لتخليق الهرمون الدافع للإزهار ، وهى نتيجة بحثية ، تبين تشابه أثر النهار الطويل ، مع أثر الجبريلين فى الدفع للإزهار ، من خلال تأثيرهما المشترك ، على إحداث تغيرات كيموحيوية فى الأوراق (مركز التغيرات الفسيولوجية المسئولة عن بدء التزهير فى النبات) يكون من شأنها تكوين هرمون ما ، أو مادة ما ، فى الأوراق ، محدثة لهذا الأثر . هذا . . وقد تأكدت أهمية الجبريلين فى ذلك ، عندما دللت نتائج العديد من التجارب ، فشل ، أو عجز ، النباتات المعاملة بمثبطات النمو مثل ، السيكوسيل CCC والأمو 1618 عن الإزهار . كما أمكن دفعها للإزهار ، بتعريضها إلى فترات إضافية من النهار الطويل ، أو إضافة الجبريلين .

٢- الجبريلين والتأقت الحرارى Thermoperiodicity

أظهرت العديد من التجارب ، أنه يمكن التحكم فى ميعاد تزهير كثير من النباتات ، بإستخدام ظاهرة التأقت الحرارى Thermoperiodicity ، فقد أمكن دفع بعض أصناف الطماطم ، الغير متأثرة بالتأقت الضوئى ، للإزهار ، عند تعريضها لدرجات حرارة 25° م و 15° م أثناء النهار ، والليل على الترتيب . وقد فشلت هذه النباتات فى التزهير عند إنعكاس ترتيب هذه الدرجات . كما أن اختلاف هذا المدى الحرارى ، بين الليل والنهار ، أدى إلى إنخفاض التزهير أو إمتناعه تماماً .

ومن ناحية أخرى ، وجد أن إضافة الجبريلين ، لمثل هذه النباتات ، يحل محل أهمية التأقت الحرارى ، وأثره فى التزهير ، وبغض النظر عن الدورة الضوئية . كما يمكنه تعويض أثر ، وأهمية ، درجة الحرارة المنخفضة للدفع للإزهار .

٣- الجبريلين وتعويض متطلبات النبات إلى البرودة (الإرتباع Vernalization) :

يحتاج دفع بعض النباتات الحولية للإزهار ، وزيادته ، إلى تعريض بذورها، عند الزراعة ، إلى درجات حرارة منخفضة ، فى المدى من 0– 5 ° م، لفترة لا تقل

عن 2 – 3 أسابيع ، وهى المعاملة المعروفة بالإرتباع . ومن المعتقد أن تأثير الإرتباع علي الإزهار ، يماثل تأثير التأقت الضوئى ، من حيث تكوين صورة الصبغة النباتية المشجعة للإزهار . وقد أستغلت ظاهرة الإرتباع ، عمليا ، وفى النواحى التطبيقية ، المختلفة ، لتقصير فترة النمو الخضرى ، ودفع النبات للإزهار المبكر ، أو زيادة كفاءة التزهير ، وزيادة محصول النبات ، كما فى نباتات الجزر ، والبنجر ، والقطن ، والأقحوان ، والقمح الشتوى ، و *Oenothera bunnies* ، وغيرها .

كما وجد أن الجبريلين يمكنه أن يحل محل الإرتباع ، فى مثل هذه النباتات ؛ حيث يحقق متطلبات النبات من البرودة Cold – requiring plants . كما تغنى النباتات ، تماماً ، عن حاجتها إلى درجة الحرارة المنخفضة ، فتزهر تحت ظروف مغايرة ؛ أى عند درجات الحرارة المعتدلة ، وأحياناً المرتفعة ، كما تغنيها عن الحاجة إلى إختلاف الدورة الضوئية اللازمة لها .

وقد يرجع تشابه أثر الجبريلين مع أثر درجة الحرارة المنخفضة ، فى التأثير ، إلى النظرية المعروفة بنظرية مراحل النمو فى النبات ، حيث تشير النظرية ، إلى مرور النبات خلال دورة حياته فى طورين ، ***الأول*** : هو الطور الحرارى ، ***والثانى*** : هو الطور الضوئى . ولا ينتقل النبات من طور إلى آخر ، إلا بعد استكمال متطلبات الطور الأول تماماً . وفى الطور الأول ، يحدث بعض التغيرات الداخلية ، الغير مرئية ، التى ينشطها ، فى المحاصيل الشتوية ، إنخفاض درجة الحرارة ، إلى حد معين (0 – 5°م) . فإذا لم يستكمل النبات إحتياجاته الحرارية ، ظل عقيماً . وقد وجد أنه يمكن التغلب على ذلك ، بإضافة الجبريلينات . وقد يبدو أن درجة الحرارة المنخفضة يتولد عنها تخليق الجبريلينات .

٤ – تنظيم إزهار النباتات المحايدة ضوئياً

وهى نباتات تحتاج لظروف النهار الطويل والنهار القصير belong – short day plants ، حيث تزهر فى مدى واسع من التأقت الضوئى . ومن أمثلتها ، عباد الشمس ، والطماطم ، والبرايوفيلم *Bryophyllum* .

وقد وجد أن الجبريلين يمكنه تغيير الظروف الطبيعية اللازمة للإزهار ، فى مثل هذه النباتات ، أو بمعنى أدق ، يمكنه إستبدال الحاجة لظروف النهار الطويل

اللازمة ، لمثل هذه النباتات . وقد أستغلت هذه الظاهرة ، فى دفع نبات البريوفيلم إلى الإزهار ، تحت ظروف النهار القصير ، بإستخدام الجبريلين . وقد فسرت هذه الظاهرة ، بأن ظروف النهار الطويل لازمة ، وضرورية ، لتخليق كمية من المواد الشبيهة بالجبريلين ، وهى من المتطلبات اللازمة للإزهار ، وأن الجبريلين ، المضاف ، يعوضّ هذه المتطلبات اللازمة لإزهار النبات ، كبديل للمواد الشبيهة بالجبريلين ، التى تتخلق ، وتتراكم ، طبيعياً ، تحت ظروف النهار الطويل ، إلى المستوى المطلوب للإزهار . ويؤيد أهمية ودور الجبريلين فى الأزهار ، أن معاملة مثل هذه النباتات ، بمثبطات النمو، ومنع تخليق الجبريلين أو مشابهاته مثل ، السيكوسيل CCC ، يمتنع الإزهار تماماً ، أو يقل كميته كثيراً . ويمكن إعادة الإزهار ، مرة أخرى ، بإضافة الجبريلين . كما أن معاملة ، هذه النباتات بالجبريلين ، تحت ظروف النهار الطويل ، تحد من إزهارها ، حيث يتم تثبيط الإزهار، لتراكم تركيز الجبريلين ، عن الحد الأمثل اللازم لذلك .

٥ – تعويض إحتياجات نباتات النهار القصير Short day plants

وهى نباتات الليل الطويل ، والتى لا تزهر إلا إذا تعرضت لفترة إضاءة يومية، تقل عن فترة حرجة معينة . فإذا زادت عن هذا الحد . يستمر النبات فى النمو الخضرى . ومن أمثلتها ، الأراولا ، والشوفان ، والأرز ، وفول الصويا ، والقطن، وغيرها .

وإذا إعتبرنا أن الجبريلين هو أحد متطلبات الإزهار ، أو أنه ضرورى لدفع تفاعل ما ، أو مجموعة تفاعلات ، يكون من شأنها دفع تكوين هرمون الأزهار ، فى مثل هذه النباتات ، فإن معاملة هذه النباتات به ، تحت ظروف النهار الطويل ، ستؤدى، بالضرورة ، إلى دفعها للإزهار ، وهو ما لم يتحقق ، فى كثير من النباتات . وكان نبات *Impatients balsamina* هو أول نبات نهار قصير ، أمكن دفعه للإزهار، تحت ظروف النهار الطويل ، بإستخدام الجبريلين . ونجح ذلك ، أيضاً ، مع نباتات *Zintia elegans* ، *Dahlia palmuta* . وبالرغم من ذلك ، فإنه قد يبدو أن مستوى الجبريلين ، الداخلى ، اللازم لإزهار مثل هذه النباتات ، يتباين كثيراً ، بتباين النباتات ،

نظراً لإختلاف الإستجابات الفسيولوجية للجبريلين . كما يبدو أن هناك شك كبير ، فى دور الجبريلين ، وإعتباره هاماً لدفع الإزهار ، فى مثل هذه النباتات .

ويرجع هذا الشك إلى الأسباب الآتية :

١-**فشل دفع بعض نباتات النهار القصير للإزهار ، بإستخدام الجبريلين ، أو مشابهاته ، ونجاح البعض الآخر ، تحت ظروف النهار الطويل .**

٢-أدى إستخدام مثبطات النمو الخضرى ، أو معوقاته ، ومضادات الجبريلين (السيكوسيل ، Amo 1618 ، B9 ، فوسفون D) إلى ظهور تباين كبير فى مستوى الجبريلينات الداخلية ، فى نباتات النهار القصير ، مع إختلاف النمو والإزهار .

٣-يمكن إعادة التزهير ، أو تثبيطه ، بإضافة الجبريلينات ، ومشابهاتها ، مثل الكيورين Kaurene ، إلى نباتات النهار القصير ، على إختلاف الجنس النباتى ، وربما بإختلاف النوع ، حيث تتشابه الإستجابة الفسيولوجية لكل منهما .

٤-وجود أصناف نباتية تابعه لنوع واحد ، تختلف كل منها عن الأخرى ، فى الإستجابة للجبريلين ، فصنف Biloxy ، من فول الصويا ، يسلك سلوك نباتات النهار القصير ، بينما صنف Mondarin ، يأخذ منحى النباتات المحايدة ضوئياً.

٦- الجبريلين وهرمون الإزهار الإفتراضى Caibberellins and Florigen

هرمون الإزهار الإفتراضى ، هو صبغة نباتية Phytochrome ، مستقبلة لأطياف الضوء المنحصر بين 400 – 700 مليميكرون . وطبقا لطول الموجة الضوئية، التى تستقبلها ، تتغير صفاتها الكيموحيوية ، وخواصها الفيزيقية . ولتكوين ، أو تخليق، مثل هذه الصبغة ، لابد من تعريض النبات لدورات تاقت ضوئى ، تكون فيها فترة الإظلام هى الفترة الحرجة ، للنباتات طويلة أوقصيرة النهار . ويختلف التأثير الفسيولوجى للصبغة ، على التزهير ، بإختلاف مقدار التغير فى صفاتها .

وقد أثبتت التجارب العديدة ، التى أجريت على الصبغات النباتية ، التى يعتقد تأثيرها على التزهير ، فى المنطقة الواقعة بين 400 – 700 مليميكرون ، أن الأطياف الضوئية الحمراء ، عند طول 660 مليميكرون ، تشجع تثبيط النمو الخضرى للنبات ، على حساب التزهير فى نباتات النهار القصير . وعلى العكس من ذلك ، تشجع الأطياف الضوئية الحمراء البعيدة ، عند طول موجه 730 مليميكرون من التزهير ، على حساب النمو الخضرى .

وقد فسر على هذا الأساس ، لماذا يؤدى تعريض نباتات النهار القصير ، أثناء فترة الظلام ، إلى الأشعة الحمراء ، ولو لبضع دقائق ، إلى منع ، أو إنخفاض ، التزهير، على حساب زيادة نموها الخضرى ؟ .

ولما كانت فترة الإظلام ، هى الفترة الحرجة اللازمة للإزهار (8 ساعات)، أى أنها فترة يجب أن تكون متصلة ، غير متقطعة ، وبحد أدنى ، للنباتات قصيرة النهار ، وبحد أقصى للنباتات طويلة النهار . أو بمعنى آخر ، أن زيادة فترة الإظلام عن هذا الحد الحرج ، ستزيد من كفاءة إزهار النباتات القصيرة النهار ، بينما يمنع إزهار النباتات طويلة النهار وأن تقليل فترة الإظلام حتى 5 ساعات ، تمنع النباتات قصيرة النهار من الإزهار ، بينما تزداد كفاءة التزهير فى النباتات طويلة النهار .

ورغم عدم فهم ميكانيكية ، تأثير الصورة المثبطة ، أو المشجعة ، للصبغة النباتية المؤثرة على الإزهار ، وآليات عملها ، إلا أن هذه الصبغة ، كما يعتقد ، ذات تركيب بنائى ثابت ، ولكن تتغير خواصها الكيموحيوية ، والفيزيقية ، بحسب الطيف الضوئى الذى تتعرض له ، ثم تستقبله وتمصته وتتفاعل معه . وهى صبغة تتحكم ، كما يعتقد أيضاً ، فى تخليق هرمون ما ، ينتقل من الأوراق النشطة فسيولوجياً ، والتى تتخلق فيها ، إلى البراعم الخضرية ، دافعة إياها ، إلى التزهير .

ويتشابه تأثير هذه الصبغة ، كثيراً ، مع تأثير الجبريلينات ، والأوكسينات ، فى الدفع للإزهار ، كما يتشابهان فى إستجابتهما لأطياف الضوء الواقعة تحت الدراسة . ويؤيد هذا الإعتقاد ، أن الأوكسينات النباتية المعروفة ، والجبريلينات ، لهما تأثير واضح على دفع النبات للتزهير . فقد لوحظ أن معاملة نباتات النهار القصير بالطيف

الأحمر البعيد ، عند طول موجة 730 نانومتر ، خلال فترة الإظلام ، أدت إلى زيادة معدل وكفاءة التزهير .

وأنه يمكن إستبدال فترة الظلام ، بطيف الضوء الأحمر البعيد ، وتحقيق متطلباتها ، وتشجيع عملها ، فى تحويل البرعم الخضرى إلى برعم زهرى ، والدفع للإزهار . كما يمكن بإستخدام الضوء الأحمر البعيد ، إلغاء الأثر الضار ، الناتج عن إعاقة التزهير ، تحت تأثير الضوء الأحمر ، أى عند طول موجه 660 نانومتر ، فإذا قطعت فترة الإظلام الحرجة ، اللازمة للإزهار ، بالضوء الأحمر ، والأحمر البعيد معاً. تزهر نباتات النهار القصير ، بدرجة أفضل ، بينما تزهر نباتات النهار الطويل بدرجة أقل .

وتلعب فترة الإظلام ، الدور الرئيسى ، فى تنشيط ، أو تثبيط ، الصبغة النباتية، المسئولة عن الإزهار ، فالصورة المشجعة للإزهار (P660) يمكنها التحول إلى الصورة المثبطة (P730) خلال النهار ، بينما تتحول الأخيرة ، إلى الصورة الأولى ، طبيعياً ، خلال فترة الظلام ، وهى تتراوح بين ٢ – ٣ ساعات .

ويعنى هذا ، أن تكون صورة الصبغة المتواجدة فى النبات ، عند نهاية الفترة الضوئية ، هى الصورة المثبطة للإزهار P730 ، والتى يعمل الظلام ، على تحويلها طبيعياً ، إلى الصورة P 660 المشجعة للإزهار ، من خلال عدة عمليات ؛ ربما تكون إنزيمية ، أو كيموحيوية ، وهى صبغة تتأثر بدرجة الحرارة .

وبالرغم من أن الجبريلينات ، أو مشابهاتها ، قد تسبب الإزهار ، أو الدفع للإزهار ، خاصة فى نباتات النهار الطويل ، إلا أنه يجب التأكيد على أن الجبريلينات ليست هى هرمونات الإزهار المقترحة (فلورجين) ، ولا تسبب التزهير بطريق مباشر.

ومما يدل على أن الجبريلينات ليست هى هرمونات التزهير ، عدة قرائن ، أهمها :

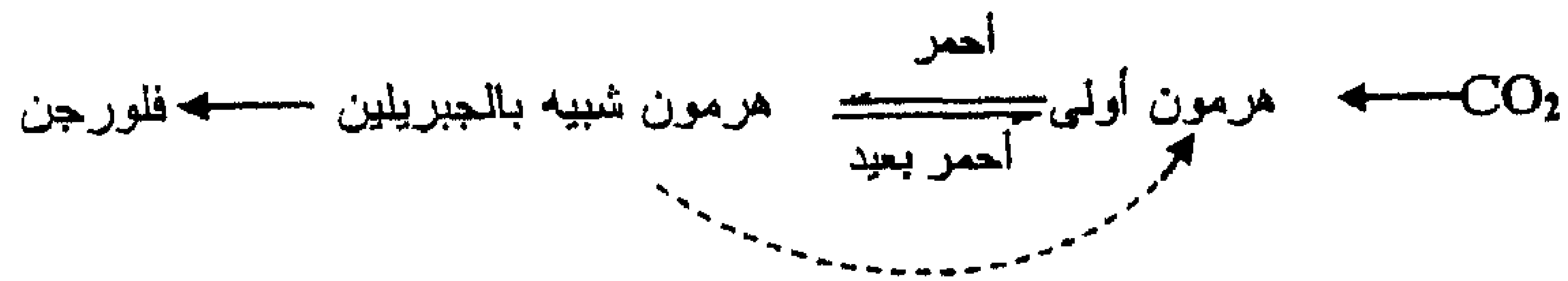
١– إختلاف سلوك التزهير ، فى نباتات النهار الطويل ، عند المعاملة بالجبريلين ، عنه عند المعاملة بالتعريض لظروف النهار الطويل .

٢- عدم فعالية الجبريلين فى دفع نباتات النهار القصير للتزهير ، إذا عرضت لدورة ضوئية غير فعالة .

فما هى إذن العلاقة بين الجبريلين وهرمون الإزهار ، بفرض وجوده ؟

وضعت لهذا عدة نظريات ، لتفسير علاقة الإرتباط القوية بين الجبريلين ، وهرمون الإزهار المقترح ، وتفسير دور ، وأهمية ، الجبريلين ، فى دفع النبات للتزهير . وأهم **هذه النظريات ما يلى :**

١- يدخل CO_2 خلال مراحل تثبيته ، فى عملية التخليق الضوئى ، يدخل فى تفاعلات تحول غذائى أخرى ، يكون من شأنها تخليق هرمون أولى ، غير معروف على وجه الدقة . ثم يتخلق من الهرمون الأولى ، هرمون آخر ، شبيه بالجبريلين . وتتم هذه المرحلة ، خلال الفترة الضوئية للدورة الدافعة للإزهار. ويشجع الضوء الأحمر ، هذا التحول . وهذه المرحلة قابلة للإنعكاس ، أثناء فترة الإظلام ، لنفس الدورة الدافعة للإزهار ، وتحفزها أطياف الضوء الأحمر البعيد . إلا أن الإتجاه العكسى ؛ أى تحويل الهرمون الشبيه بالجبريلين ، إلى الهرمون الأولى ، يتم بدرجة بطيئة ، مقارنة بالعكس ، فإذا تحصل النبات على العدد الملائم من الدورات الدافعة للإزهار ، والتى يتم فيها تجميع ، وزيادة ، تركيز الهرمونات الشبيه بالجبريلين ، إلى الحد الأمثل ، بمجرد حدوث ذلك ، تحولت الهرمونات الشبيه للجبريلين ، إلى هرمون الإزهار الإفتراضى Florigen ، حسب التصور الآتى :



ومن الجدير بالذكر ، أن تخليق الأخير ، أى الفلورجن ، فى نباتات النهار الطويل ، يتطلب وجود تركيز مرتفع من الهرمونات الشبيهة بالجبريلين ، عنه فى نباتات النهار القصير ، وأنه بزيادة طول الفترة الضوئية ، فى الدورة الدافعة للإزهار، تشجع هذه الزيادة ، فى الأولى ، عنه فى الثانية .

وهناك إعتقاد فى أن تكوين الهرمون الأولى ، من ثانى أكسيد الكربون ، لا يتم إلا فى الأوراق النشطة فسيولوجياً ، والمحثة ضوئياً ، بفعل دورة ضوئية ، أو أكثر ، طبقاً لمتطلبات كل نبات . فإذا ما تكوّن هرمون الإزهار ، الفلورجن ، يتم إنتقاله إلى البراعم الخضرية ، دافعاً إياها إلى الإزهار .

٢- أما النظرية الثانية فإن Chailakhyan ، يعتقد أن هرمون الإزهار يتخلق من مادتين ، كل منها يتخلق فى مرحلة مستقلة ، ففى المرحلة الأولى ، يتوسطها الجبرلينات . وفى الثانية يتوسطها عامل تزهير يعرف بالأنثيين Anthesins ، وهو عامل غنى فى محتواه من النيتروجين ، إلا أن طبيعته ، وتركيبه الكيماوى ، غير معروف ، كما لم يتمكن ، هو أو غيره ، من عزله ، أو فصله ، حتى الآن . ومن العاملين معا (الجبرلينات + الإنثينات Anthesine) يتخلق هرمون الإزهار .

وتتلخص النظرية فى أن نباتات النهار الطويل إذا عرضت لدورة غير دافعة للتزهير ، تتخلق فيها كمية غير كافية من الجبرلين للدفع للإزهار ، كما تتباين إستجابة نباتات النهار الطويل ، عن نباتات النهار القصير ، تحت تاثير الدورات الغير دافعة للتزهير . فالدورة الغير دافعة للإزهار ، فى الحالتين ، يتولد عنها عاملى التزهير (الجبرلين + الأنثين) . ويؤثر إختلاف النسبة بينهما ، على سلوك ، وإستجابة ، نباتات النهار الطويل ، ونباتات النهار القصير ، نحو التزهير . ومن المقترح ، أن كمية الجبرلين التى تتخلق بعد التعريض لدورة غير دافعة للإزهار ، لا تكفى لدفع نباتات النهار الطويل للإزهار . ولذلك ، يؤدى ، إضافته من الخارج ، وتعويضه ، فى مثل هذه النباتات ، إلى دفع عملية الإزهار ، على عكس نباتات النهار القصير ، حيث يكون الأثر متعادلاً . وهو إعتقاد يتناقض مع كثير من النتائج ، التى أستخدم فيها الجبرلين، كمحفز للإزهار ، فى كثير من النباتات .

وبنظرة تحليلية لمقترح النظريتين السابقتين ، يمكن دحض الإدعاء بأن الجبرلين هو الفلورجين ، كما لا يجب المساواة بينهما ، حتى وإن تشابهت تأثيراتهما فى الدفع للإزهار ، ويرجع ذلك للأسباب الآتية :

١- إذا كان الجبريلين هو هرمون الإزهار المفترض ، ويمكن بإستخدامه تعويض أثر فترة الإضاءة ، وأثر درجة الحرارة المنخفضة ، اللازمة للتزهير ، فلابد وأن يكون تأثيره ، عاما ، أى على جميع النباتات ، وهو ما لا يتحقق . وكيف يمكن إذن تفسير هذا السلوك ونجاحه في نباتات النهار الطويل ، وعدم نجاحه مع نباتات النهار القصير ؟ كما أن نباتات النهار الطويل ، تختلف فى إستجابتها للتزهير ، نتيجة المعاملة بالجبريلين ، فهى تسبب الإزهار فى النباتات ذات السوق القصيرة ، أو المتقزمة ، فقط ، وخاصة نباتات ذات الحولين ، ولا تسببه ، أو قد تفشل تماماً ، مع النباتات ذوات السوق الواضحة ، التى تتميز فيها العقد والسلاميات .

٢- إذا كان الجبريلين هو هرمون الإزهار الإفتراضى ، وأنه يعوّض متطلبات الدورة الضوئية المناسبة اللازمة للإزهار ، فلماذا تحتاج ، بعض النباتات ، إلى الجبريلين ، إضافة إلى الدورة الضوئية المناسبة ، لكى يمكن دفعها للإزهار ؟

وعلى ذلك ، يمكن أن نقول إذا كانت الجبريلينات سبباً ، غير مباشر ، فى الإزهار ، ولا يمكن إعتبارها الفلورجين ، إلا أن وجودها ، أو شبيهاتها ، ضرورية لتكوينه ، أى هرمون الإزهار (الفلورجين) ، طبقاً للنظريات المفسرة لأهميتة فى التزهير .

كما أن الجبريلينات ، أو شبيهاتها ، لابد وأن تختلف عن الفلورجين . ولو أن طبيعة وكنه الأخير ، وهو هرمون الإزهار الإفتراضى ، غير معروفة ، حتى الآن ، فى النباتات مغطاة البذور ، سواء كانت أحادية ، أو ثنائية الفلقة . ويبدو أن الفلورجين مادة شائعة ، إفتراضية ، عامة ، تتكون من خليط هرمونى ، من بينها الجبريلين ، الذى يسبب الإزهار ، فى كثير من النباتات . وقد أثبتت تجارب تطعيم نباتات النهار الطويل ، على نباتات النهار القصير ، أو العكس . أن هذا الهرمون الخليط ، يمكن أن ينقل عبر مكان التطعيم ، دافعة كل منها للإزهار .

٣-وإذا كان هرمون الإزهار هو الجبريلين ، فلماذا تحتوى نباتات السبانخ (وهى نباتات لا تزهر إلا تحت ظروف نهار طويل) النامية تحت ظروف نهار قصير ، على نفس كمية الجبريلين ، التى تم عزلها من نباتات النهار الطويل ، ولا تزهر ؟ ولماذا يتساوى صافى هذا التركيز فى الحالتين ، رغم إرتفاع معدل تخليق الجبريلين ، وتحولاته الغذائية ، فى ظروف النهار الطويل ، عن ظروف النهار القصير ؟

ويبدو أن درجة نشاط ، وفعالية ، الجبريلين تختلف من نبات لآخر ، أو قد تكون ذات علاقة بالإستجابة الفسيولوجية ، كما أن مركز تأثير الجبريلين على الإزهار ، يختلف بإختلاف الأنواع النباتية . فقد يعمل على الأوراق ، كما فى البريوفيلم والـــ Samolus ، وقد يعمل على البراعم الطرفية ، حيث يزداد درجة الانقسام الخلوى ، كما فى الفريبيتس ، وربما يشترك الجبريلين ، فى جميع الحالات ، فى تكوين الفلوروجن ، الذى ينتقل إلى البرعم الخضرى ، دافعاً إياه للإزهار. وقد حاول البعض ، إيجاد علاقة بين الإزهار ونسبة كل من الجبريلين الحر والمرتبط ، وأيهما أكثر نشاطاً وفعالية ، إلا أن هذه العلاقات لم تكن ذو دلالة واضحة .

ثامناً : الجبريلين و التعبير الجنسى Sex expression

من المعروف أن تحديد الجنس بالنبات صفة وراثية ، إلا أنه ، أيضا ، يستجيب لتأثير عوامل أخرى فى حدود التركيب الوراثى . منها تأثير المعاملة بالجبريلين ، فقد وجد أن المعاملة بالجبريلين تؤدى إلى زيادة عدد الأزهار المذكرة ، مع نقص عدد الأزهار المؤنثة . وفى الأزهار الخنثى تسبب الجبريلينات زيادة نسبة الأعضاء المذكرة (الطلع) بالزهرة .

كما أحدثت المعاملة بالجبريلين تغييراً فى جنس الأزهار فى النباتات ثنائية المسكن ، وأحادية الجنس ، ففى القنب الهندى *Cannabis sativa* أدت المعاملة بالجبريلين إلى ظهور الأزهار المذكرة على النباتات المؤنثة ، كما سبب الجبريلين تغيراً واضحاً فى جنس الأزهار فى النباتات أحادية المسكن ، كما فى نباتات الفصيلة القرعية *cucarbitaceae* .

ومن ناحية أخرى ، وجد أن الجبريلين ليس له تأثير فى تحويل النباتات الحاملة للإزهار الخنثى ، إلى نباتات حاملة لآزهار أحادية الجنس . كما وجد أن معاملة معراة البذور ، مثل جنس *Capricium* بالجبرلين ، أدت إلى زيادة عدد المخاريط المذكرة بها .

وفى القرعيات الأحادية المسكن مثل ، الخيار ، والكوسة ، والشمام ، وغيرها ، فلم يؤثر الجبريلين على نسبة التعبير الجنسى Sex expression فقط ، بل أسرع من ظهور الأزهار المذكرة ، وتأخير ظهور الأزهار المؤنثة ، مع نقل موضعها ، إلى العقد العليا . كما وجد أن معاملة إحدى السلالات النقية ، من نبات الخيار، بالجبريلين دفعها لإنتاج أزهار مذكرة .

ويؤيد مسئولية الجبريلين ، أو اشتراكه ، فى التعبير الجنسى ، وتغيير النسبة الجنسية ، والاسراع من تكوين الأزهار المذكرة ، على حساب الأزهار المؤنثة ، نتائج الدراسات التى تم فيها تقدير مستواه فى نباتات الخيار ، أحادية المسكن ، التى تنتج أزهار مذكرة ، ومؤنثة ، ومقارنتها بمعراة البذور ، التى تنتج أزهار مؤنثة فقط . فقد وجد أن مستوى الجبريلين يزداد ، فى كلا الحالتين ، حتى يصل إلى حده الأقصى ، قبل تكوين الزهرة مباشرة . وكانت الأعضاء المذكرة ، وحبوب اللقاح ، هى أكثر الأعضاء النباتية إحتواء على الجبريلين ، كما فى نباتات جنس Nirabilis ، والبتونيا ، وغيرهما . كما يؤيد دور وأهمية الجبريلين فى تكوين الأزهار المذكرة ، على حساب الأزهار المؤنثة ، أن إستخدام مثبطات ، أو معوقات ، النمو مثل ، السيدكوسيل و B9 Amo 1618 ، وهى مواد تكبح تخليق الجبريلين ، إلى خفض كثافة الأزهار المذكرة ، فى العديد من القرعيات .

ومن ناحية أخرى ، وجد أن الجبريلين يزيد من الأزهار المؤنثة على حساب الأزهار المذكرة فى الذرة ، والخروع ، أى بطريقة عكسية لتأثيره فى القرعيات .

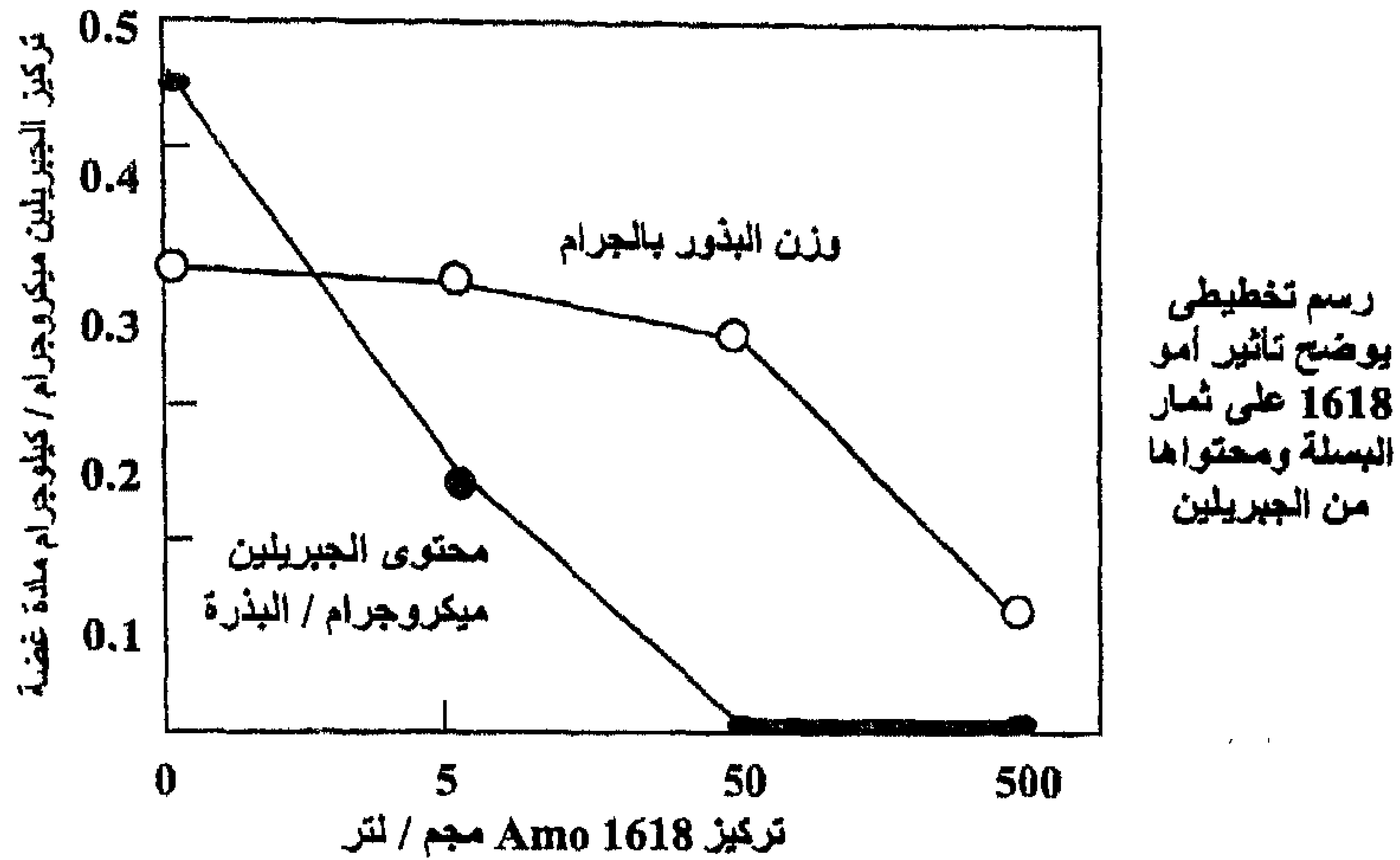
وعلى ذلك ، يمكن أن نقول ، ليس الجبريلين وحده مسئولاً عن تحديد الجنس بالنبات ، أو التعبير الجنسى ، ولا يمكن تعميم نتائجه ، فى هذا الشأن . ولكننا نقول أنه ، لابد وان يشترك معه هرمونات أخرى مثل ، الأوكسينات ، والسيتوكينينات ، وغيرهما . إذ يتحدد الجنس ، فى الغالب ، تبعاً لمستوياتها معاً ، والنسبة بينهما ، بالنسيج النباتى ، وكل ذلك فى حدود التركيب الوراثى .

وحتى الآن لم يوضع تفسيراً واضحاً ، تؤيده الأسانيد العلمية ، أو الحقائق التجريبية ، عن دور الجبريلين فى عملية تحديد جنس الزهرة . وأن الإقتراحات المقدمة فى ذلك ، ينقصها الدليل القاطع .

تاسعاً : تكوين البذور Formation of seeds

دعت الملاحظة بأن تركيز الجبريلين فى البذور الغير ناضجة ، أعلى بكثير من الأعضاء النباتية الأخرى ، إلى إستغلال البذور كمصدر للجبريلينات ، فهى ، عادة ، تحتوى على 3 – 5 أضعاف ما تحتويه الجذور ، أو السوق ، أو حتى الأوراق . وبتتبع مستوى الجبريلينات الحرة فى النبات ، خلال دوره حياته ، وجد أن مستوى الجبريلين يزداد مع تقدم النبات فى العمر ، حتى التزهير والعقد ، حيث قمة معدل النمو والنشاط ، ثم يتناقص تدريجياً ، ربما لتحويله إلى جليكوسيدات ، أو جبريلينات مرتبطة ، وهى الصورة التخزينية للجبريلينات ، فى البذور الناضجة .

وقد قدرت كمية الجبريلينات الحرة فى البذرة ، خلال مراحل تطورها ، ووجد أن الجنين ، والإندوسبرم ، والفلقات ، تحتوى على كميات متقاربة ، وأعلى بكثير ، مقارنة بالقصرة ، أو محور الجنين ، فى ذوات الفلقتين ، والفلقة الواحدة . وكلما إتجهت البذور نحو النضج ، كلما إنخفض مستوى الجبريلين الحر ، على حساب زيادة نسبة الجبريلينات المرتبطة ، فى صورة جلوكوسيدية ، مقارنة بالأنسجة الغير ناضجة ، فى نفس البذور ؛ أى النشطة فسيولوجياً . وعلى ذلك ، يمكن أن نقول ، أن مصدر الجبريلينات فى البذور ، عند إنباتها ، هى طبقات الأليرون فى الحبوب ، وأجنة بذور ذوات الفلقتين ، أو بمعنى آخر ، يمكن إعتبار البذور مراكز نشطة لتخليق الجبريلين وتخزينه . ويؤيد ذلك ، سلوك الإنزيم المحفز لنشاط تكوين Kaurene و تخليق الجبريلين . حيث يكون نشاطه منخفضاً ، فى البذور الغير ناضجة ، خلال فترة نشاطها الفسيولوجى ، ثم يزداد هذا النشاط ، كلما تقدمت البذور نحو النضج .أما البذور الناضجة تماماً ، فينخفض جداً فيها هذا النشاط . وقد سجلت هذه الظواهر فى بذور التفاح ، والخيار ، والبطيخ ، والبسلة ، وحبوب النجيليات ، وغيرها . ويؤيد ذلك – أيضاً – أن إستخدام مثبطات ومضادات النمو ، التى تحد من تخليق الجبريلين ، تؤدى إلى خفض متقابل فى معدل نمو البذور . كما فى البسلة حسب الشكل :



رسم تخطيطى يوضح تأثير أمو 1618 على ثمار البسلة ومحتواها من الجبريلين

وهنا نتساءل ، هل التغيرات فى مستوى الجبريلين المصاحب للنضج ، تغيرات كمية فقط ، أم وصفية ؟ أى هل يشملها تغير فى نوع الجبريلين ؟ .

ففى بذور الفاصوليا ، وجدت ثمانية أنواع مختلفة من الجبريلينات ، خلال مراحل تطورها . وعند النضج ، إختفت هذه الأنواع الثمانية . وعند إنباتها ، فى الظروف الملائمة ، ظهر نوعين فقط ، من هذه الأنواع الثمانية للجبريلين ، التى أمكن فصلها ، خلال مراحل نضجها ، فى الموسم السابق . ثم إزداد هذا العدد فى البادرة المتكونة مع تطورها . إلا أن التغير الكمى والوصفى الذى تم ملاحظته فى الأطوار المختلفة لتكوينها ، لم يتم تفسيره بعد . ورغم ذلك ، فقد أستغلت هذه المظاهر ، فى تجارب زراعة الأنسجة ، والتى أمكن منها الحصول على معلومات إضافية ، بشأن الإكثار الدقيق للكثير من النباتات .

عاشراً : العقد البكرى Parthenocarpy

دعت الملاحظة ، بإمكانية الإستغناء عن وجود البذور فى الثمرة بإستخدام الجبريلين الخارجى ، إلى إمكانية إنتاج ثمار بكرية العقد ، كما فى التين ، والطماطم . وقد وجد أن أثر الجبريلينات ، فى ذلك ، يتشابه ، تماماً ، مع أثر إستخدام الأوكسينات . فكلاهما يشجع العقد البكرى ، فى هذه النباتات ، ويمكن لأى منهما أن يحل محل الآخر فى ذلك .

وقد عرفت الجبريلينات بانفرادها ، دون الأوكسينات ، أو غيرها ، فى إحداث العقد البكرى ، فى أنواع نباتية كثيرة ، فهو ينفرد ، بإحداث العقد البكرى فى الثمار ذات النواة الحجرية ؛ مثل ، المشمش ، والخوخ ، والبرقوق ، واللوز وكذا الثمار التفاحية ؛ مثل ، التفاح ، والكمثرى .

وتتميز تركيزات الجبريلين ، المستعملة فى دفع الإزهار للعقد البكرى ، بإتساع مداها ، فهى تتراوح بين 10 – 500 جزء فى المليون ، إلا أن إرتفاع التركيز يغيّر من الشكل المألوف للثمار . وهذا غير مرغوب ، كما أن استعمال خليطاً من جبريلينات مختلفة ، تكون أكثر فعالية ، فى إحداث العقد البكرى ، عن إستخدام نوع واحد .

ويعتبر توقيت المعاملة بالجبريلين ، له أثره الكبير فى نجاح الحصول على ثمار بكرية . فمثلاً ، وجد أن رش أشجار الخوخ ، قبل ، أو أثناء ، الإزهار بالجبريلين ، يعطى ثمار صغيرة ، ذات عيوب شكلية . فى حين تنمو الثمرة البكرية بصورة جيدة ، عند معاملة النباتات بالجبريلين ، فى مرحلة تساقط تويج الزهرة .

ومن الجدير بالملاحظة ، أن تكوين الثمار البكرية ، فى التفاحيات ، والفاكهة ذات النواة الحجرية ، ما هو إلا نتيجة لتفاعل هرمونى ، بين المجموعات المختلفة لها ، مع وجود توازن هرمونى مناسب ، لكل مرحلة ، من مراحل التطور المتلاحقة . فلا يوجد هرمون واحد ، يمكن أن يتحكم فى جميع أطوار نضج الثمرة . وقد يدفع توازن ما ، طور ما ، نحو التطور ، إلى طور آخر ، والذى يناسبه توازن آخر ، وهكذا حتى تمام النضج . فالأطوار متلاحقة ، ولكل منها توازن مناسب . فقد بينت الدراسات التحليلية ، للهرمونات المستخلصة من البذور ، خلال مراحل تكوينها ، زيادة تركيز السيتوكينينات أولاً ، ثم تبع ذلك ، زيادة تركيز الأوكسينات ، ثم الجبريلينات . ويبدو ، أن ما يحدث فى تطور الثمار ، مشابهاً لما يحدث فى البذور .

إلا أن البعض يرى ، أن هناك مجموعة هرمونية أخرى ، خلاف المجاميع الثلاث السابقة ، قد تشارك فى الإثمار البكرى . وربما تتخلق هذه المجموعة ، من الجبريلين ، أو قد يشارك فى تخليقها ، فقد وجد أنه يمكن الإستعاضة عن هذه المجموعة ، بإضافة الجبريلين الخارجى ، والحصول على ثمار بكرية ، فى الطماطم .

ويرى آخرون ، أن تأثير الجبريلين ، ربما يكون تأثيراً غير مباشر ، فى العقد البكرى . ويتم ذلك ، من خلال واحداً أو أكثر من **الإقتراحات الآتية** :

١-يسبب الجبريلين زيادة تخليق الأوكسينات ، فى أنسجة المبيض ، دافعا إياه للنمو والتميز .

٢- يعمل الجبريلين على توجيه المواد الغذائية ، ونواتج التحول الغذائى ، وتشجيع إنسيابهما من الأجزاء الخضرية ، إلى الأجزاء الثمرية ، وهو يشبه فى ذلك أثر الأوكسين .

٣-يسبب الجبريلين زيادة حجم خلايا المبيض ، مما يتيح الفرصة أمام المواد الغذائية ، و نواتج التحول الغذائى ، للتجمع . وهو يشبه تأثير الأوكسين فى ذلك . إلا أن الأخير ، الأوكسين ، يعمل على إستطالة الخلايا ، فى المبيض ، إستطالة متساوية الأقطار ، أما الجبريلين ، فيسبب إستطالة الخلايا فى إتجاه واحد . وهذا يفسر إستطالة ثمار العنب المعامل بالجبريلين ، بدلا من إستدارتها.

ورغم هذه الإقتراحات ، فلم يعرف بالضبط ، ما هو الدور الذى تلعبه الجبريلينات فى تكوين الثمار البكرية ، وآلية ذلك .

حادى عشر : تكوين الثمار Devlepment of fruits

تسلك الثمار خلال نضجها ، من حيث النمو ، والمحتوى الجبريلينى ، نفس سلوك البذرة ، السابق الإشارة إليه . فقد وجد أن هناك علاقة إرتباط قوية بين محتوى الجبريلين الداخلى ، ومعدل نمو الثمار ، فى كل من الخوخ ، والبرتقال ، والعنب ويبدو كذلك ، أن نمو جدار الثمرة يتحكم فيه المستوى الجبريلينى .

وقد وجد أن الأنواع البذرية ، المدروسة ، كانت تحتوى على كمية من الجبريلينات ، أكبر بكثير ، من الأنواع اللابذرية . وهو أمر متوقع ، إذا إفترضنا أن البذور ، فى الثمرة ، هى المصدر الرئيسى لإنتاج ، وتخليق ، الجبريلينات . وهو

يفسر ، فى نفس الوقت ، لماذا يتوقف نمو الثمار اللبّية فى الأنواع اللابذرية ، فى طور مبكر ، عنها فى الأنواع البذرية ، والذى يرجع ، فيما يبدو ، إلى نقص محتوى الجبريلين الداخلى ، فى الأنواع الأولى ، عن الثانية . والدليل على ذلك ، أن إضافة الجبريلين خارجياً ، تؤدى إلى إستجابة الأنواع اللابذرية ، وعدم إستجابة الأنواع البذرية . فالأخيرة ، لا تعانى من نقص الجبريلين ، الذى توفره البذور .

ثانى عشر : تحليل الغذاء المدخر أثناء الإنبات فى النجيليات

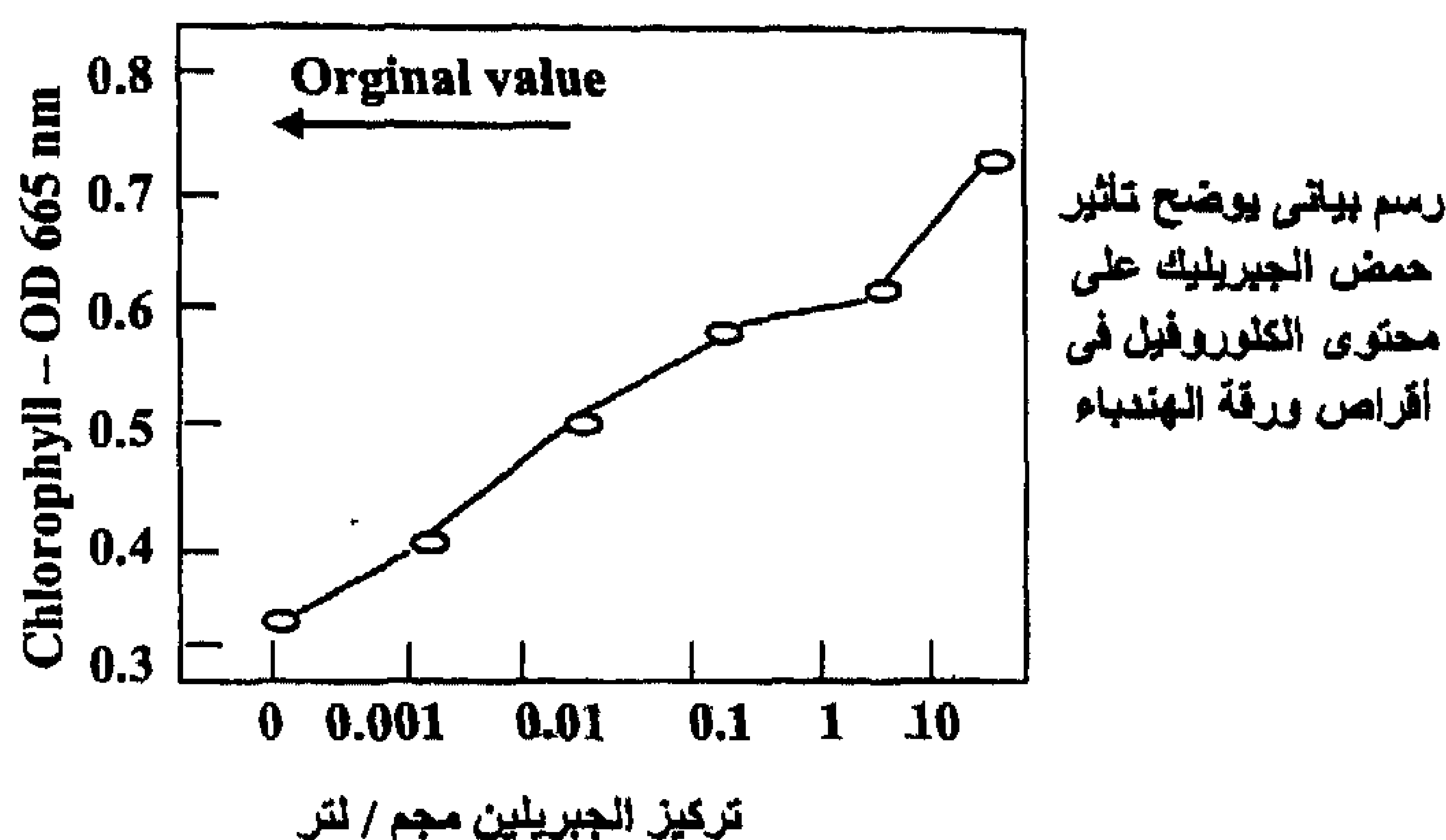
يعتمد نمو جنين النجيليات عند الإنبات ، أساساً ، على ما يحصل عليه من مواد غذائية ، من نسيج الأندوسبرم ، حيث يتحول النشا المخزن بخلاياه ، إنزيمياً ، إلى مواد سكرية بسيطة ، قابلة للإنتقال . تمد الجنين بالطاقة اللازمة للنمو . وكان يعتقد أن الإندوسبرم هو مصدر هذا النشاط الإنزيمى ، إلى أن ثبت أن وجود الجنين ضروري لإحداث هذا النشاط الإنزيمى . حيث ظهر أن الجنين يمد الإندوسبرم بالجبريلين ، الذى يتكون أولاً ، عقب الإنبات مباشرة ، ثم ينتقل من الإندوسبرم ، لينشط تكوين الإنزيم المسئول عن تحلل النشا ، وهو ألفا أميليز فى طبقة الأليرون بالحبة .

ويفسر تأثير الجبريلين ، فى ذلك ، بأنه ينشط الجين المسئول عن تكوين الإنزيم ، وذلك بإزالة البروتينات القاعدية (الهستونات) الموجودة على بعض الأحماض لنووية الدى أاوكسى ريبوز DNA ، وما يترتب عليه من زيادة فى تخليق الحمض النووى RNA ، والبروتينات الخاصة بتخليق إنزيم ألفا أميليز .

ثالث عشر : تأخير الشيخوخة Senescence

من أهم مظاهر الشيخوخة ، فى النبات ، أكسدة وفقد الكلوروفيل ، وإصفرار الأوراق ، ونقص محتوى البروتين ، والأحماض الأمينية ، ونضج الثمار ، وإصفرارها . وقد وجد أن الجبريلين من أهم العوامل المؤثرة فى تأخير مظاهر الشيخوخة هذه . فقد وجد أنه بإضافة الجبريلين ، أو معاملة النبات به ، تأخرت هذه المظاهر لكثير من النباتات ، وظلت الأوراق خضراء ، فاتحة اللون ، بعيدة عن اللون الأخضر الزينونى الداكن ، نظراً للتأثير المباشر للجبريلين ، على إستطالة الخلايا ، وتمددها ، بدرجة أكبر ، من تأثيره على تخليق الكلوروفيل ، وتستعيد الأوراق لونها المميز بعد فترة من الوقت

، حيث يستعيد فيها الكلوروفيل تركيزه ، ولمواكبة الزيادة فى تمدد الخلايا . فقد وجد أن إستخدام Lecithine المشع ، والأدنين المشع ، الذى إستخدم فيهما كربون ١٤ ^{14}C ، أن معاملة أقراص أوراق من نباتات *Taraxacum officinale* والحميض *Rumex obtusifolium* والـــ *Tropaeolum majits* بالجبريلين ، تأخرت مظاهر الشيخوخة فى الأوراق كثيراً . وظلت هذه الأقراص محتفظة باللون الأخضر ، وكانت كمية الكلوروفيل المتبقية فيها ، متناسبة مع لوغاريتم تركيز حمض الجبريلين(الشكل أدناه)، وقد أستغلت هذه العلاقة ، كطريقة من طرق الإختبار الحيوى للجبريلين .



رسم بيانى يوضح تأثير حمض الجبريليك على محتوى الكلوروفيل فى أقراص ورقة الهندباء

ومما يؤكد أهمية الجبريلين ، ودوره ، فى تأخير الشيخوخة المظاهر الآتية :

١- أن إضافة مثبطات ، أو معوقات ، النمو ، التى تثبط من تخليق الجبريلين مثل Amo 1618 ، للأقراص الورقية ، أدت إلى تحفيز مظاهر الشيخوخة ، بشكل إصفرار الأوراق ، وإنخفاض نسبة الأحماض النووية ، والبروتينات بها . وقد عادت الأقراص إلى طبيعتها ، مرة أخرى ، عند معاملتها بالجبريلين .

٢-ظهور أعراض الشيخوخة ، فى أوراق الشتاء ، بالأشجار المستديمة الخضرة ، أسرع ، وبدرجة أكثر ، عنها فى أوراق الربيع . وهو يتناسب مع تركيز الجبريلين الداخلى ، المنخفض فى الشتاء ، عنه فى الربيع .

٣-رش ثمار الموز ، والموالح ، بالجبريلين ، يحول دون نضجها ، أو إصفرارها. وتبقى الثمار خضراء اللون ، مع عودة ثمار الموالح المصفرة إلى لونها الأخضر مرة أخرى .

ورغم ما هو شائع عن أهمية الجبريلين فى تأخير مظاهر الشيخوخة ، إلا أن العديد من التجارب تعارض هذا الإتجاه ، فقد وجد : -

١-أن المعاملة بالجبريلين أدت إلى إصفرار Chlorosis بادرات الخس والبسلة المعاملة ، نتيجة هدم الكلوروفيلات وإنخفاض معدل تخليقه ، وعدم تميز البلاستيدات ، وتكشفها ، مع إنخفاض نسبة الكلوروفيل فى وحدة المساحة .

٢-أدت المعاملة بالجبريلين ، إلى انخفاض نشاط ، وتركيز إنزيم الكلوروفيليز فى كثير من النباتات المعاملة مع زيادة نشاط وتركيز إنزيم ريبيولوز -١-٥ ثنائى الفوسفات كربوكسيليز Ru 1,5 di P carboxylase فى البلاستيدات المعزولة ، وما يصاحب ذلك من انخفاض معدل تخليق الكلوروفيل ، وزيادة معدل تثبيت ثانى أكسيد الكربون فى تفاعل الظلام .

٣-لوحظ إرتفاع معدل انطلاق وتصاعد الأوكسجين الناتج من عملية التخليق الضوئى ، نتيجة المعاملة بالجبريلين ، وهو ما يوحى بارتفاع معدل ونشاط التفاعل الضوئى ، فى عملية التخليق الضوئى .

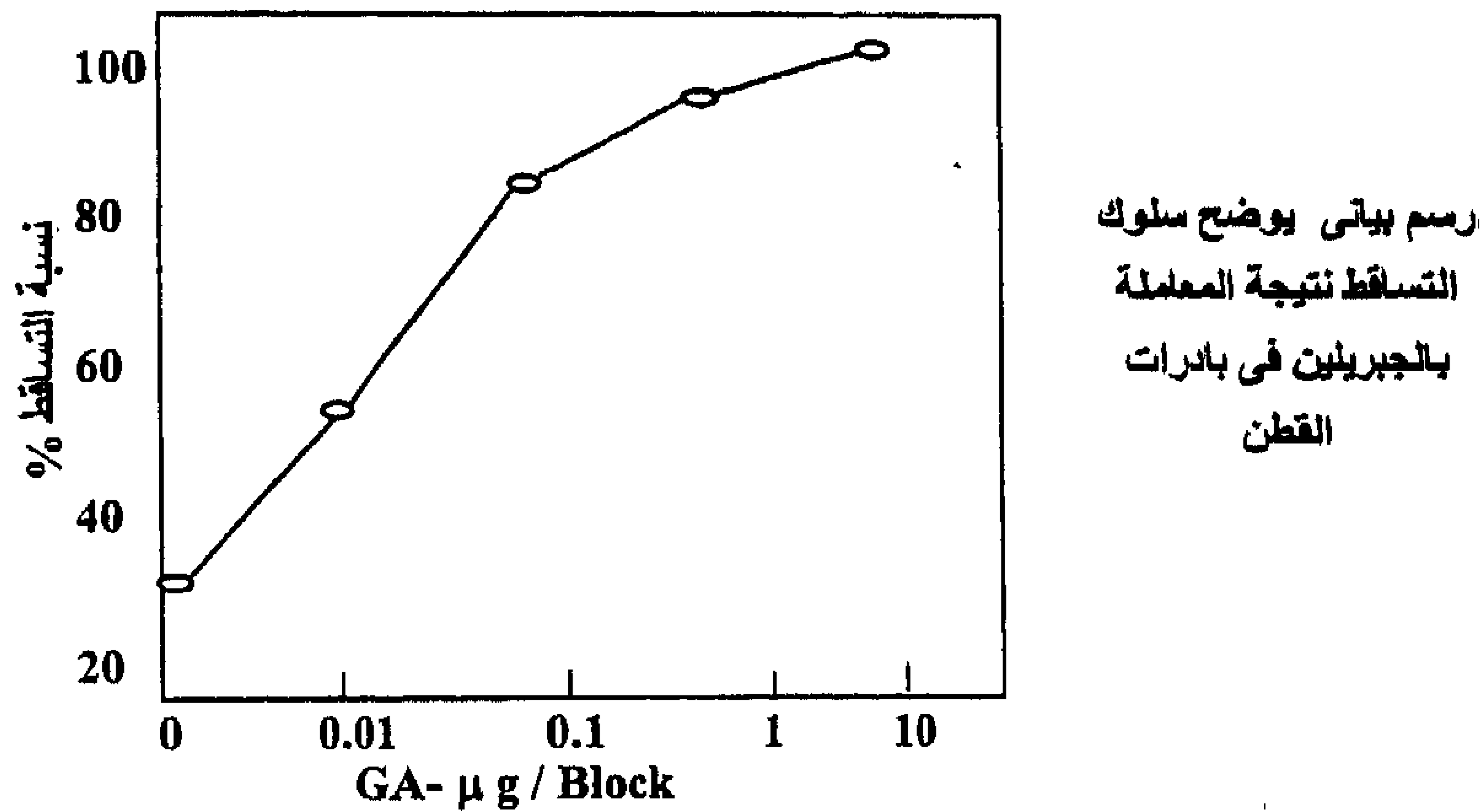
رابع عشر : التساقط Abscission

يختلف أثر الجبريلين فى منع التساقط ، أو إسراعه ، بإختلاف وتباين النباتات ، وظروف نموها ، فقد أشارت نتائج البحوث العديدة التى أجريت فى هذا المجال ، أن الجبريلين لم يؤثر على سقوط الأوراق ، أوالثمار ، فى العديد من النباتات ، وأشارت أخرى إلى منع سقوط الأزهار ، كما فى الطماطم .

وأوضحت ، أكثر النظريات قبولاً ، فى هذا الشأن ، أن التساقط فى الأوراق ، أو البراعم ، أو الأزهار ، أو الثمار ، عند النضج ، أو الشيخوخة ، يرجع إلى زيادة تركيز حمض الأبسيسيك ، حيث يدفع البراعم ، فى النباتات الحاملة لها ، نحو السكون

. وهى مصدر تخليق الأوكسينات ، والجبريلينات ، اللازمة للنمو الخضرى ، والنشاط الفسيولوجى . فكل منهما يضاد الآخر .

ولذا يرى البعض ، أن إضافة الجبريلين ، أو تعويضه ، يمكن أن يمنع التساقط، كما فى أزهار الطماطم ، أو تأخير سقوط أوراق الخريف ، فى الأشجار متساقطة الأوراق ، ويرجع تأثير الجبريلين على منع التساقط ، أو تأخيره ؛ أى تنظيمه ، إلى تأثيره ، الغير مباشر ، فى تحفيز تخليق الأوكسينات . ومع ذلك ، فقد أشارت نتائج العديد من التجارب ، أن إضافة الجبريلين لا يؤثر على التساقط ، فى العديد من النباتات . ولو أن هذا التأثير يختلف بإختلاف النباتات ، وطبيعتها ، وظروف نموها ، وموضع إضافة الجبريلين ، ودرجة تركيزه . ويوضح الشكل التالى العلاقة بين نسبة التساقط والمعاملة بالجبريلين :



رسم بيانى يوضح سلوك التساقط نتيجة المعاملة بالجبريلين فى بادرات القطن

هذا . وقد وضع Valdovinos إحتمالين لتأثير الجبريلين على التساقط هما:

الإحتمال الأول : منع التساقط :

ويرجع ذلك إلى الأسباب الآتية ، أو أيهما :

١- تأثير الجبريلين ، المباشر ، على تحفيز تخليق الأوكسينات ، والأخيرة هى المسئولة عن التحكم فى التساقط .

٢- تفاعل الجبريلين مع حمض الأبسبسيك ، والهرمونات المعيقة الأخرى ، التى تتخلق فى مرحلة الشيخوخة ، مانعاً بذلك أثرها الفسيولوجى ، فى ظهور مظاهر الشيخوخة .

ميكانيكية تأثير الجبريلينات

Gibberellins Action Mechanism

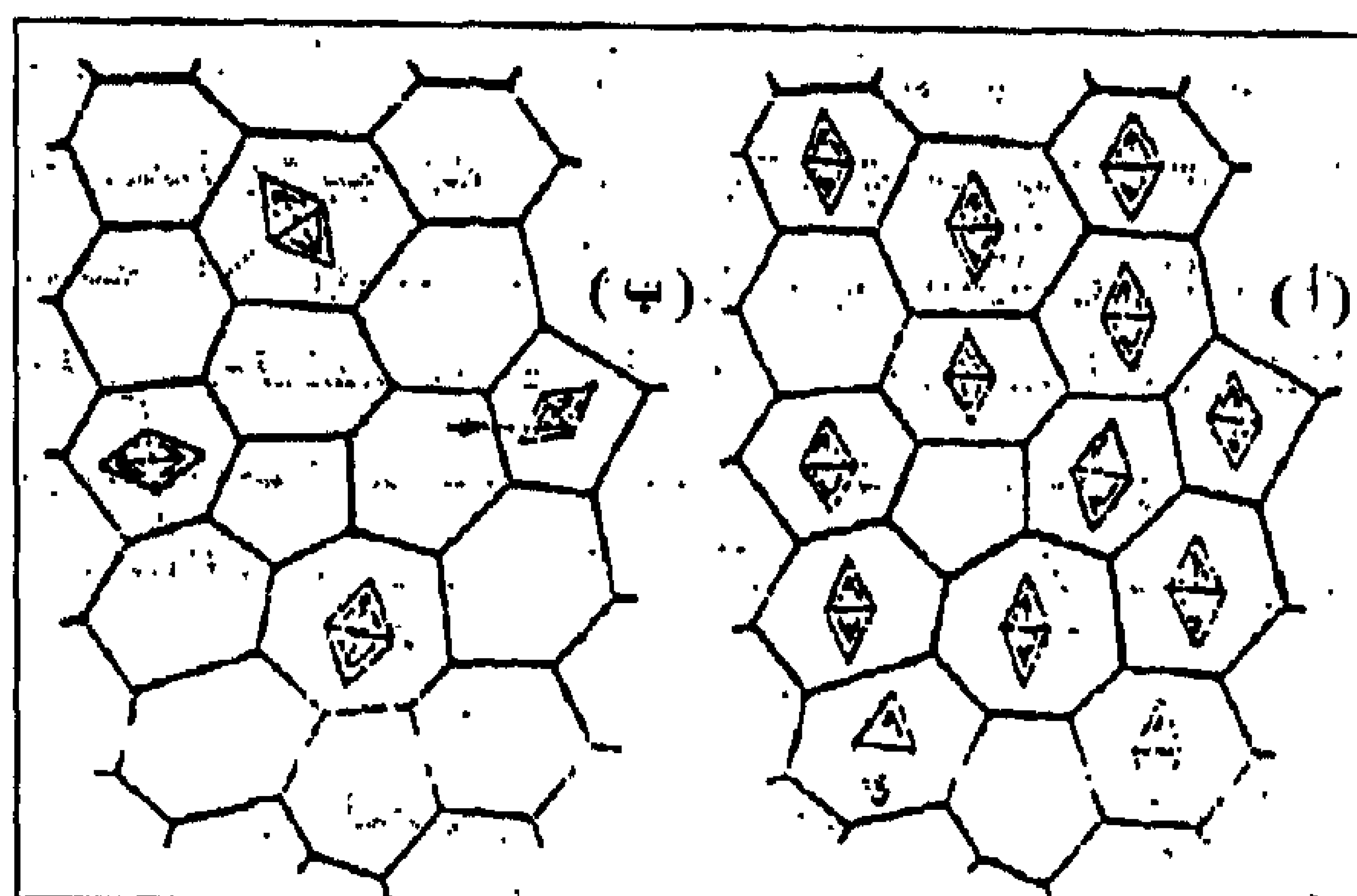
- طريقة التأثير .
- دفع تخليق الأوكسين ، وزيادة محتواه ، فى النسيج النباتى .
- زيادة الضغط الأسموزى للخلايا .
- التأثير على النشاط الإنزيمى .
  - زيادة نشاط وتركيز إنزيم ∝ amylase .
  - زيادة تخليق ونشاط إنزيم Phosphocholine glyceride transferase .
  - زيادة نشاط إنزيم Lecithinase .
  - زيادة نشاط إنزيم β -1,3 Gluconase .
  - إنزيمات أخرى .
- تخليق الأحماض النووية .
- التأثير على دورة AMP .
- نفاذية الأغشية الخلوية .

الفصل الرابع والعشرون
ميكانيكية تأثير الجبريلين
Gibberellins Action Mechanism

طريقة التأثير Mode of action

يؤثر الجبريلين على إستطالة الساق ، أو الجذر ، عن طريق تنشيطه لعمليتى إنقسام وإستطالة الخلايا ، فى منطقة المرستيم القمى . ويتم ذلك بدقة متناهية ، وبتتابع منظم . وخلال مرحلة الإنقسام ، تظل الخلية المرستيمية جنينية ، بينما تتميز مشتقاتها الخلوية ، إلى أنسجة وأعضاء مختلفة ، حيث تستطيل ، وتصبح خلية بارنكيمية ، ثم خلايا متخصصة كولنكيمية ، أو إسكلرنكيمية . وهو ما يمكن مشاهدته ، بوضوح ، حيث وجود منطقتين مميزتين ، فى المرستيم القمى ، لسوق وجذور النباتات ثنائية الفلقة ؛ أحدهما يعبّر عن منطقة الإنقسام ، والأخرى تمثل منطقة الإستطالة والتميز . وفى السوق القرصية ، أو القصيرة ، يمكن مشاهدة ثلاث مناطق لقمتها المرستيمية ، **الأولى**؛ وهى الطرفية منها ، تعبّر عن المرستيم القمى ، وهى خلايا جنينية نشطة فسيولوجياً ، لها القدرة على الانقسام ، تحتوى على ، وتكوّن ، البداءات الورقية ، والبرعمية ، والزهرية ، **والثانية** ؛ وهى تحت الطرفية ، وهى خلايا أقل نشاطاً من المرستيم الطرفى ، وخلاياها تتحكم فى إستطالة الساق . ويمكن تمييز بعضها فى مرحلة الإنقسام ، ثم **الثالثة** ؛ وهى منطقة الإستطالة .

وقد وجد أن معاملة الساق القصيرة بالجبريلين ، فى الظروف الطبيعية المناسبة ، تستطيل خلايا المرستيم تحت الطرفى ، فى هذه النباتات ، فى إتجاه المحور الطولى للنبات ، ولم يلاحظ تأثير الجبريلين على درجة ، أو معدل ، إنقسام الخلايا ، ولكنه يؤثر ، فقط ، على إتجاه الإنقسام ، وتوزيع المغزل الخيطى ، حيث يشجع الإنقسام العرضى للخلايا . حسب الشكل :



رسم تخطيطي يوضح تأثير حامض الجبريليك على توزيع المغزل الخيطي ، وخط إنقسام الخلية في المرستيم القمي

أ- ساق قصيرة معاملة بالجبريلين . ب- معاملة المقارنة Control .

ويترتب على الإنقسام العرضي للخلايا ، إضافة صفوف عمودية من الخلايا . والخلايا الجديدة المتكونة ، تزداد طولا ، في إتجاه المحور الطولي للنبات ، تحت تأثير الجبريلين ، فتؤدى إلى زيادة طول النبات ، و تصبح الساق المعاملة طويلة ورفيقة . وبالرغم عن ذلك ، فقد إختلفت الآراء حول ما هو التأثير الأول للجبريلين ؟ ، وعما إذا كان الإنقسام الخلوى ، نتيجة أم سبباً ، لأثر الجبريلين ، خاصة أن الجبريلين لا يعمل بمفرده ، بل مشتركاً ، في ذلك ، مع الأوكسين.

وقد وضعت عدة تفسيرات للميكانيكية التي يعمل بها الجبريلين في النبات ، Gibberellins action mechanism ، ولا يمكن لأى من الميكانيكيات منفردة أن تعطى تفسيراً كاملاً لجميع الحالات ، إلا أنها جميعاً تعطى صورة أقرب ما تكون للحقيقة.

فقد دللت العديد من التجارب ، أن الجبريلين يؤثر على إستطالة الخلايا النباتية المتصلة ، بطريقة غير مباشرة ، من خلال واحد ، أو أكثر ، من الآليات Mode of action الآتية :

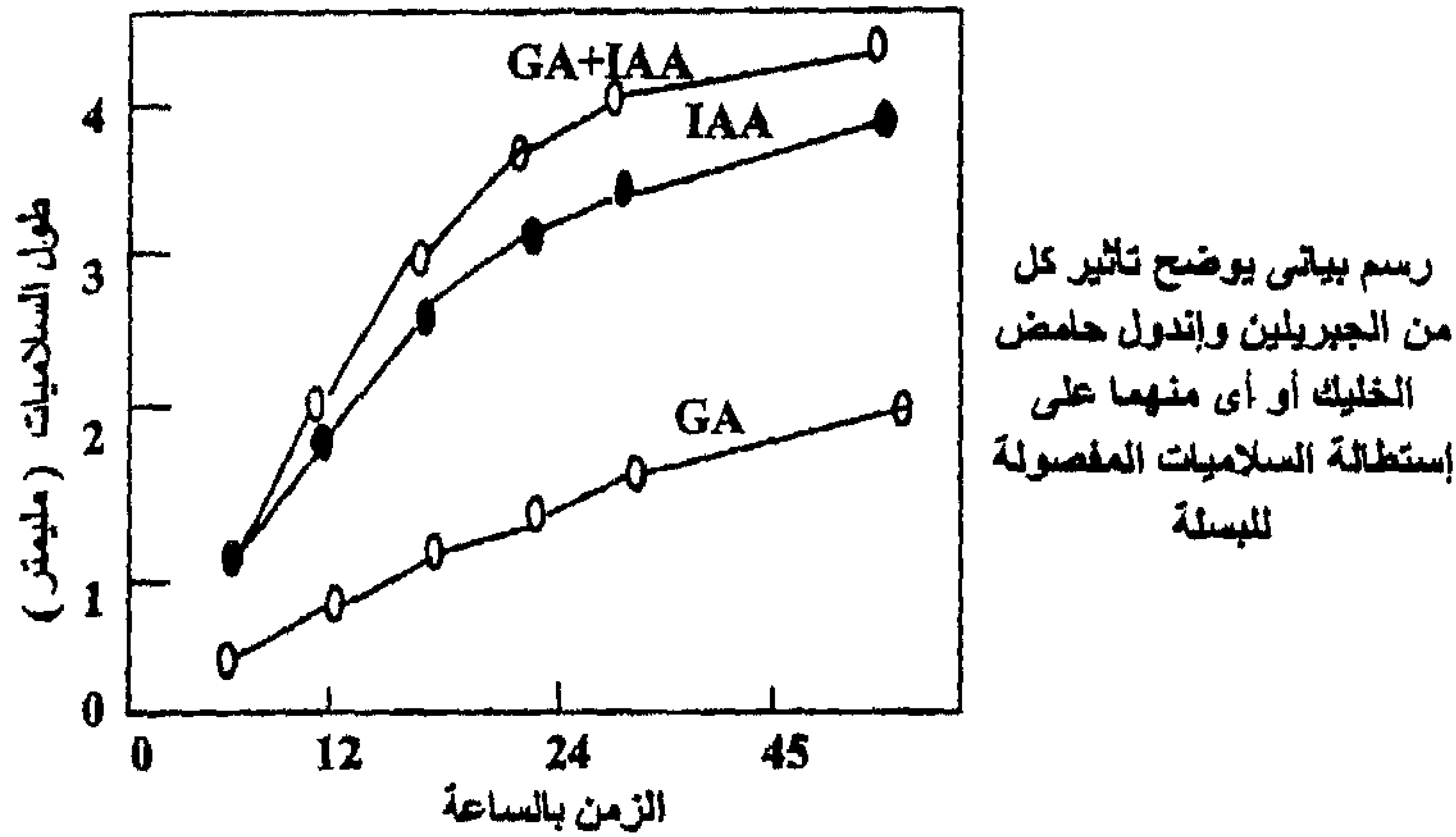
١- دفع تخليق الأوكسين ، وزيادة محتواه ، في النسيج النباتي

Increase in the auxin content

وجد أن إسطوانة غمد الريشة في الشوفان ، لا تستجيب لإضافة الجبريلين ، بعد إزالة قمتها ، وهى مصدر تخليق وإنتاج الأوكسين . حيث فشلت في الإستطالة .

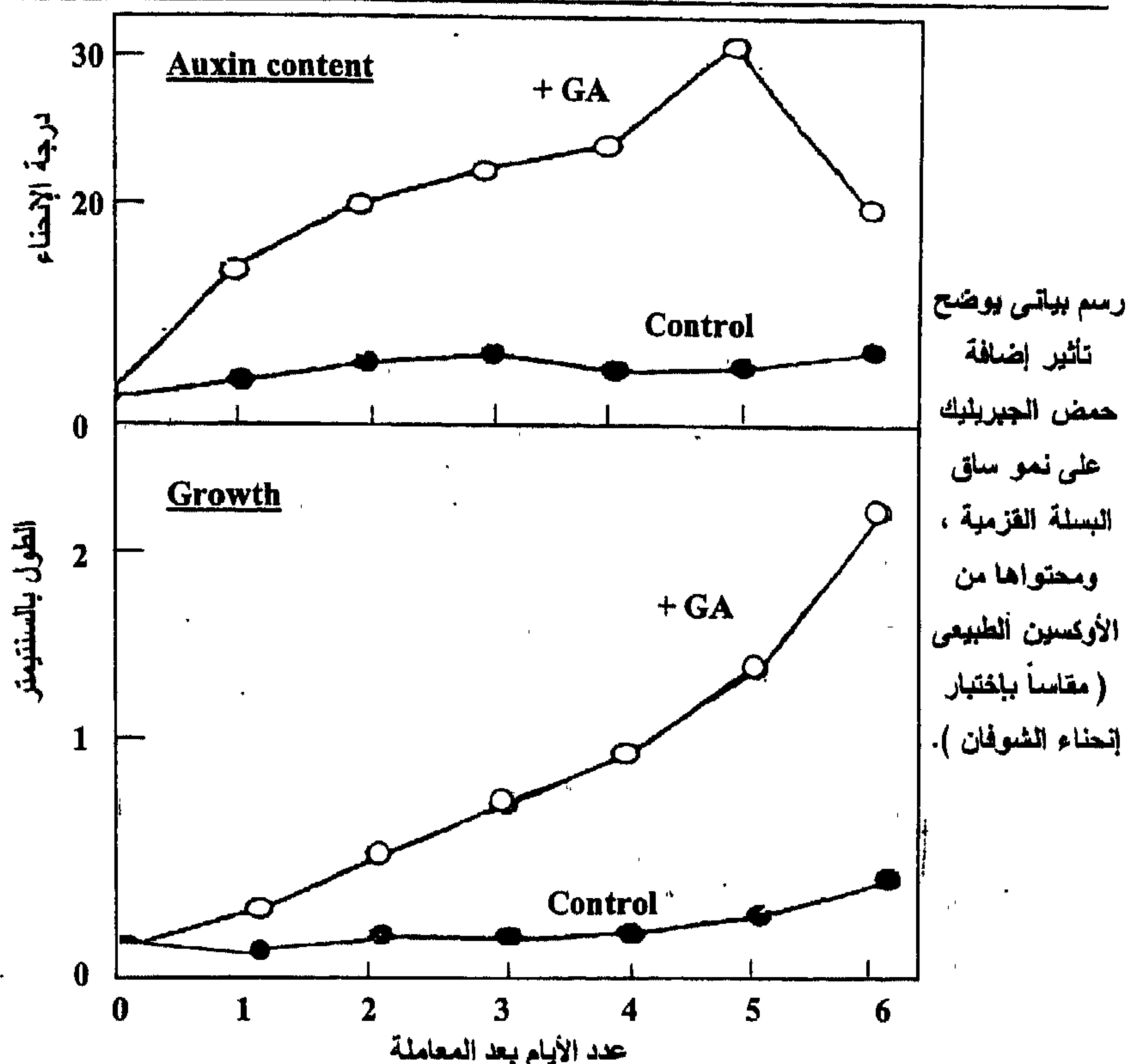
وقد شوهدت نفس النتيجة ، عند معاملة غمد الريشة ، دون إزالة قمتها ، بمضادات الأوكسين . ثم بالمعاملة بالجبريلين الحر ، حيث فشل غمد الريشة ، أيضاً ، في الإستطالة .

وقد أستنتج من ذلك ، أن الجبريلين لا يُظهر فعاليته في النمو ، إلا في وجود مراكز تخليق الأوكسين ، وهى قمة الغمد ، حيث يعمل على زيادة المحتوى الأوكسينى لغمد الريشة ، مما يتسبب عنه الإستطالة الملحوظة . وقد أكدت النتائج التى أجريت على الساق القزمية للبسلة ، هذه الإستنتاجات . فقد جد أن بادرات البسلة القزمية ، فشلت فى الإستجابة للجبريلين ، عند إضافته ، بعد إزالة قمتها النامية ، وهى مصدر الأوكسين . بينما إستعادت إستجابتها للنمو ، والإستطالة ، عند إضافة الأوكسين مع الجبريلين ، وكان التأثير إضافياً أو تراكمياً additive or accumulative ، كما يوضح ذلك الشكل الآتى .



رسم بيانى يوضح تأثير كل من الجبريلين وإندول حامض الخليك أو أى منهما على إستطالة السلاميات المفصولة للبسلة

وعلى ذلك ، لا يمكن إعتبار تأثير الجبريلين تأثيراً مباشراً ، على إستطالة الغمد ، ولكن يتم ذلك بواسطة تخليق الأوكسين ، أو زيادة كميته . فقد لوحظ زيادة كمية الأوكسين فى سوق النباتات القصيرة ، عند معاملتها بالجبريلين . مثل ، السكران الأورونى *Hyoscyamus niger* ، والسلالات القصيرة الساق من البسلة ، وعباد الشمس ، كما يوضح ذلك الشكل التالى .



رسم بيانى يوضح تأثير إضافة حمض الجبرليك على نمو ساق البسلة القزمية ، ومحتواها من الأوكسين ألطبيعى (مقاساً بإختبار إنحناء الشوفان).

كما أمكن الحصول على ثمار طماطم ، ذات عقد بكرى ، عند إضافة الجبريلين، إلى مبايضها الغير ملقحة . وقد وجد أن تطور المبيض فى هذه النباتات ، كان مرتبطاً بزيادة تخليق الأوكسين ، الناتج عن المعاملة بالجبريلين الخارجى .

وإذا كان تأثير الجبريلين هو زيادة تخليق وإنتاج الأوكسين . فهل يمكن تكوين ثمار طماطم بكرية ، بإضافة الأوكسين ؟ . نعم ، فقد أمكن فعلاً الحصول على بعض الإستجابة لمبايض أزهار الطماطم غير الملقحة ، وتطورها ، بعد الإستجابة ، إلى ثمار الطماطم البكرية بإضافة الجبريلين .

كما أمكن إستبدال الجبريلين بالأوكسين ، للحصول على إستجابة ونمو السويقة الجنينية السفلى للخيار .

ولكن ما هى العلاقة إذن ، بين الجبريلين والأوكسين ؟ وكيف يمكن زيادة كميته فى الأنسجة النباتية ؟

تدل نتائج الأبحاث ، أن آلية ذلك هى آلية معقدة ، كما أنها أقل فهما عن غيرها من الآليات . ويرجع ذلك لتناقض هذه الآليات ، وبعضها البعض . ففى بعض الحالات ، يمكن للأوكسين أن يحل محل الجبريلين ، بل ويسبب زيادة وإظهار تأثيراته الفسيولوجية ، فى حين يفشل فى أحيان أخرى ، ويظهر تأثيرهما بإستقلالية تامة عن بعضهما البعض . فعلى سبيل المثال ، يمكن للأوكسين أن يحل محل الجبريلين ، فى زيادة نمو السويقة الجنينية السفلى للخيار ، وتكوين الثمار البكرية فى الطماطم . ولكنه لا يتسطيع أن يحل محل الجبريلين ، فى التأثير على إستطالة الشمراخ الزهرى فى السكران الأوروبى ، أو إستطالة الساق القصيرة فى الذرة . كما أن الأوكسينات يمكنها تشجيع تكوين الجذور الجانبية ، على العقل الساقية ، بينما يفشل الجبريلين فى ذلك ، بل تمنعها . كما أن الأوكسينات يمكنها تحفيز ، أو تنشيط ، تكوين الأزهار المؤنثة ، ولكن المعاملة بالجبريلين تشجع ، فقط ، من عدد الأزهار المذكرة ، فى العديد من القرعيات .

وعلى العموم ، يمكن إجمال العلاقة بين الجبريلين والأوكسينات فى الآتى :

١- يرى البعض أن إضافة الجبريلينات تعمل على زيادة مستوى الفينولات الثنائية ، فى النبات ، وهى تسبب إنخفاض نشاط إنزيم IAA oxidase و إنزيم البيروكسيديز ، وهما المسئولان عن أكسدة الأوكسين ، وعدم فعاليتة ، أو إنخفاض نشاطه . وبالتالى يظل مستوى الأوكسين عند الحالة النشطة فسيولوجياً . وقد أكد هذا الإقتراح ملاحظة إنخفاض درجة نشاط إنزيم IAA oxidase فى البرسيم ، والفاصوليا ، وغيرهما من النباتات المعاملة بالجبريلين .

٢- يرى آخرون ، أن العلاقة هنا هى علاقة طردية ، بمعنى أن المعاملة بالجبريلين تؤدى إلى زيادة معدل تخليق الاوكسين ، مع زيادة مستوى تركيزه فى النبات المعامل ، وليس ، فقط ، منع تأكسده أو نقص فعاليته . ويتم ذلك من خلال تأثير الجبريلين ، المباشر ، على زيادة نشاط إنزيمات تحلل البروتين

Proteases وإنخفاض المحتوى البروتينى ، وزيادة الأحماض الأمينية ، وخاصة التريبتوفان . والأخير هو البادئ الأساسى لتخليق الأوكسين .

٣-ويرى فريق آخر ، من الباحثين ، أن الجبريلين ينشط النمو ، عن طريق تنشيط بعض عمليات التمثيل الغذائى ، فى النبات ، مع تشجيع إنتقال نواتج التخليق الضوئى، من الأوراق إلى مناطق النمو .

٢- زيادة الضغط الأسموزى للخلايا Increase osmotic pressure of the cells

دعت الملاحظة بزيادة درجة نشاط ، وتركيز ، إنزيم الإلفا الأمليز ، فى خلايا طبقة الأليرون فى الحبوب ، وكذا فى سلاميات سوق كثير من النباتات ، تحت تأثير الجبريلين ، وكذا وجود علاقة مباشرة بين إختفاء النشا ، وإستطالة سلاميات ساق *Salmalia malaborica* ، والبسلة ، والدخان ، وغيرها . إلى الإعتقاد بأن تأثير الجبريلين لا يرجع إلى تأثيره المباشر على الإستطالة ، ولكنها ، أى الإستطالة الظاهرة فى سلاميات الساق ، تحت تأثير الجبريلين ، ترجع إلى إرتفاع قيمة الضغط الأسموزى للخلايا ، بزيادة عدد الجزيئات الحيوية المكونة للعصير الخلوى ؛ حيث يحفز إنزيم الاميلز تحليل جزيئات النشا ، مائياً ، إلى مكوناته من سكر جلوكوز . ومن المعلوم، أن الضغط الأسموزى يتناسب طردياً ، مع عدد الجزيئات ، أو الأيونات فى المحلول .

ويرى آخرون ، أن الإستطالة لا ترجع لإرتفاع قيمة الضغط الأسموزى للخلايا ، فحسب ، ولكنها ترجع ، أيضاً ، لتأثير الجبريلين على خفض قيمة الضغط الجدارى للخلايا ، من خلال تأثيره المعروف على زيادة درجة نشاط ، وتركيز ، إنزيمات β 1,3 glucanase ، وبالتالى إرتفاع قوة الإمتصاص الأسموزية حسب العلاقة : قوة الإمتصاص الأسموزية = الضغط الأسموزى – الضغط الجدارى (ضغط الإمتلاء) . فتأثير الجبريلين هنا ، مشترك ، من خلال التأثير على إرتفاع قيمة الضغط الأسموزى للخلايا ، وإنخفاض قيمة الضغط الجدارى .

٣- التأثير على النشاط الإنزيمى Effects on the enzymes activity

وجد أن إضافة الجبريلين يؤثر على نشاط العديد من الإنزيمات فى الخلايا والأنسجة النباتية ، نوجزها فيما يلى :

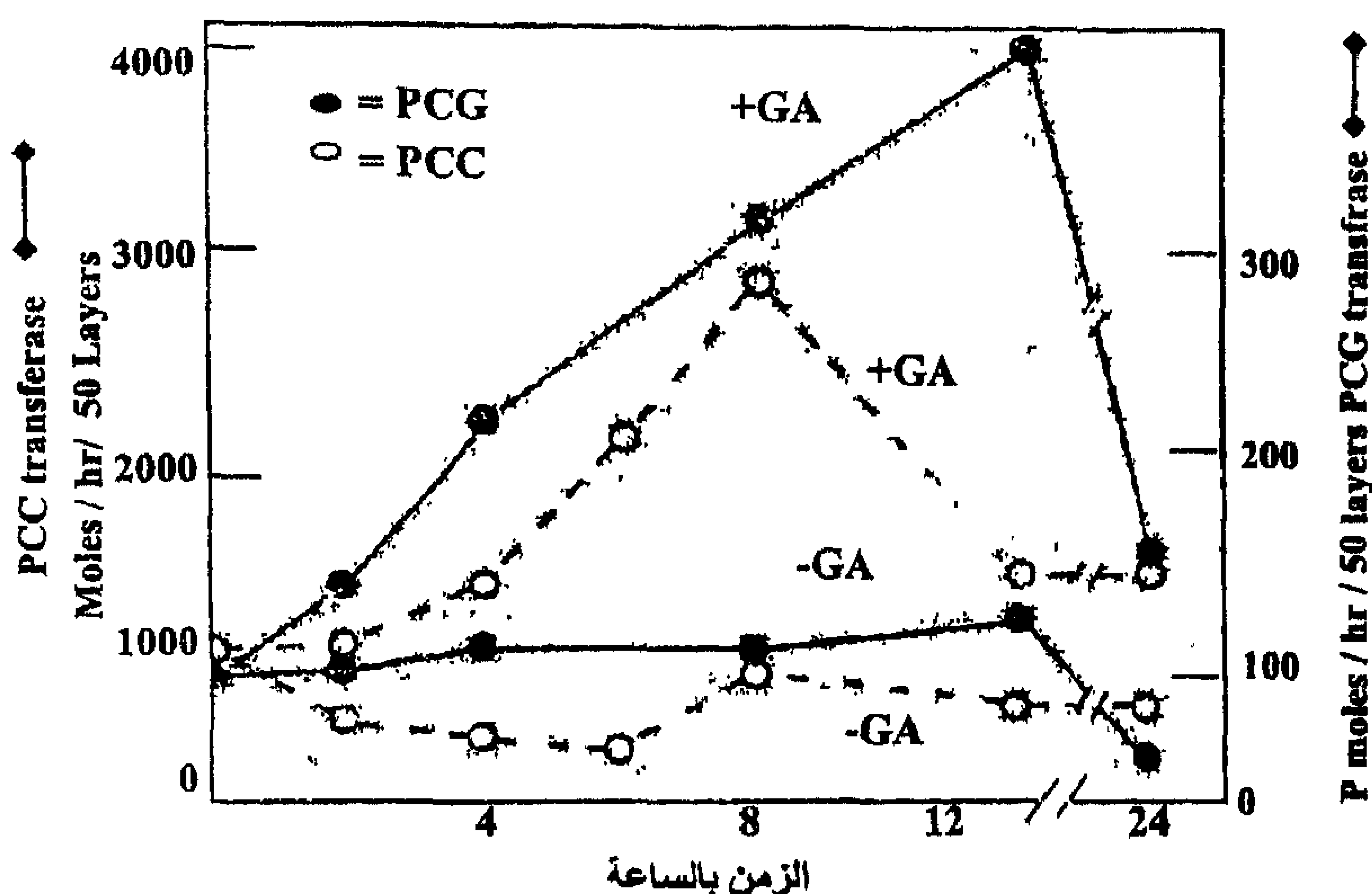
أ- **زيادة نشاط ، وتركيز ، إنزيم amylase ∝** ، كما فى النجيليات ، يحفز الجبريلين من سرعة تخليق الإنزيم من الأحماض الأمينية المنفردة ، رغم وجود ، بعض الأدلة ، على تاثيره على درجة نشاطه فقط ، وقد أستغلت هذه الظاهرة ، فى الحصول على الإنزيم من خلايا طبقة الأليرون ، من الحبوب النجيلية . مثل ، القمح ، والشعير ، والذرة ، وغيرها .

فخلايا طبقة الأليرون فى مثل هذه الحبوب ، خلايا حية ، لا تنقسم ، ولا تنمو ، وتنحصر وظيفتها فى تخزين البروتين ، والحد من تغيير حجم الحبة ، أو إنتفاخها للحفاظ على الحبة عند التخزين . ويتباين سمك طبقة الأليرون الخلوية فى النجيليات ، فهى فى الشعير 3 طبقات ، لذلك يستخدم فى تحضير الإنزيم amylase ∝ ، ويتم ذلك بنقع حبوب الشعير لمدة 24 ساعة ، فى الماء ، ثم تفصل طبقات الأليرون ، وتعامل بالجبريلين ، ثم يتم التحضين لمدة 4 – 6 ساعات ، فينطلق إنزيم amylase ∝ فى الوسط . ويعتقد الباحثين أن مصدر الإنزيم المخلق هو الأحماض الأمينية المتكونة، نتيجة المعاملة بالجبريلين ، إضافة للبروتينات الأخرى ، والحمض النووى الريبوزى الرسول mRNA . ودليلهم على ذلك ، أن منع تخليق هذه المركبات النيتروجينية ، بإستخدام مركبات تثبيط البروتين ، مثل Dactinomycine و Bioromycine و Cyclohexamide ، يحول دون تخليق الإنزيم . وربما يرجع ذلك لعدم تكوين الحمض النووى الرسول mRNA ، وإستمراره فى أداء وظيفته .

ب- **زيادة تخليق ونشاط إنزيمى , Phospho choline glycericde- transferase(PCG trarferase) و**

-Phospho choline cytidyl transferase (PCC transferase)

وجد أن إضافة الجبريلين لحبوب النجيليات ، أدى إلى زيادة نشاط إنزيمى transferase PCC and PCG transferase ، وهما إنزيمين يحفزان تخليق الفوسفولبيدات phospholipids ، اللازمة لتخليق الغشاء الخلوى ، والشبكة الإندوبلازمية ، حسب الشكل :

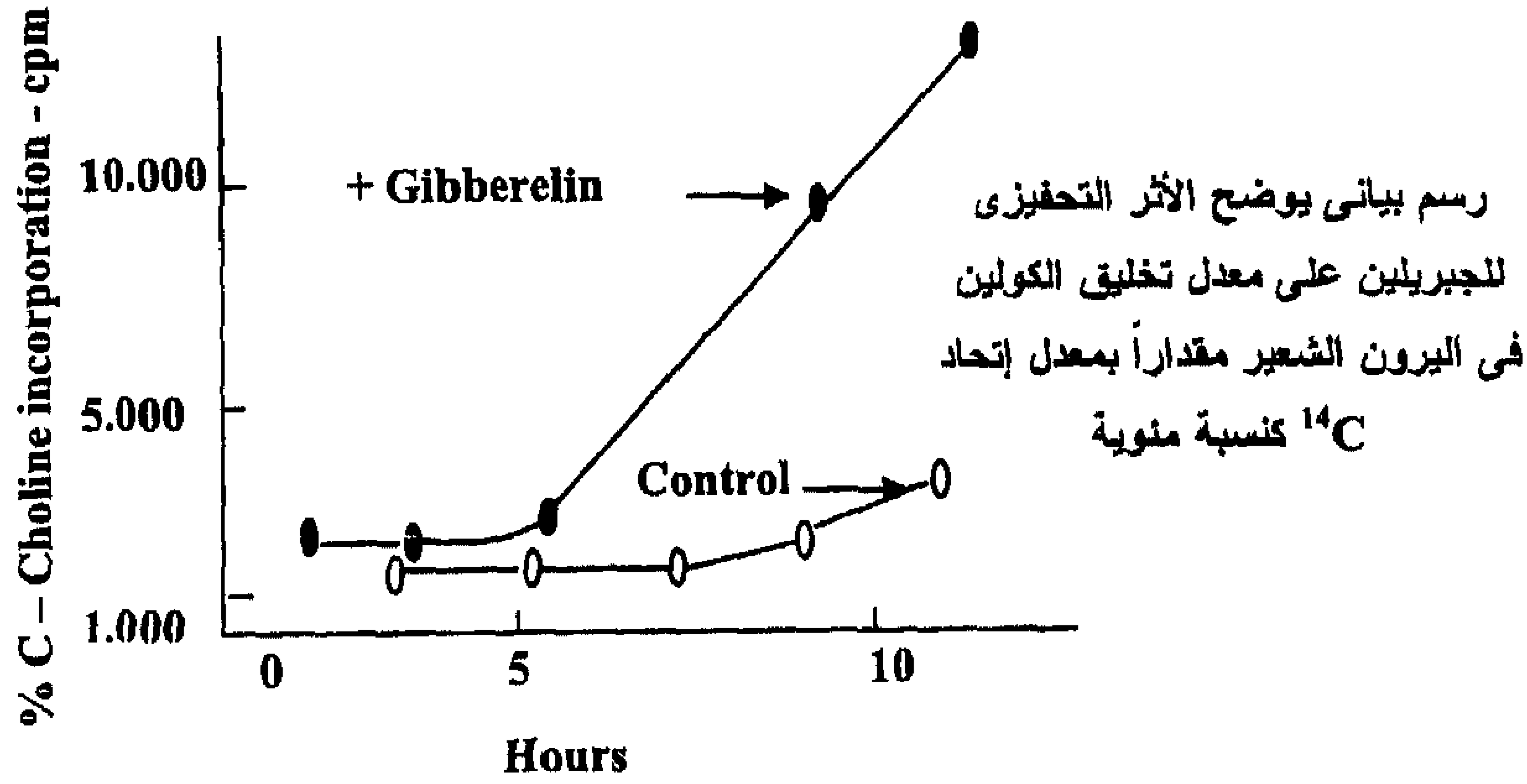


رسم بيانى يوضح تأثير إضافة حامض الجبريليك على النشاط الإنزيمى لكل من فوسفوكولين جلسرايد ترنسفريز (PCG transferase) وفوسفوكولين سيتيدل ترنسفريز (PCC transferase) فى البرون الشعير .

جـ - زيادة نشاط إنزيم Lecithinase

لوحظ أن التاثيرات الأولية لإضافة الجبريلين هى زيادة نشاط إنزيم Lecithinase المسئول عن تخليق الليثينات .

وهو الملاحظ من زيادة كثافة الشبكة الأندوبلازمية ، وهو يساعد فى تخليق مراكز عديدة لتجميع الريبوسومات ، ويساهم ذلك فى تخليق العديد من الإنزيمات . وقد تأكد ذلك من ملاحظة إرتباط تخليق الألفا أميلز بإضافة الجبريلينات . وباستخدام الكربون المشع ، وجد أن الجبريلين يساعد فى تخليق methyl choline المشع ^{14}C . كما يوضحه الشكل :



رسم بيانى يوضح الأثر التحفيزى للجبريلين على معدل تخليق الكولين فى اليرون الشعير مقداراً بمعدل إتحاد ^{14}C كنسبة مئوية

د- **زيادة تخليق إنزيم Protenase** : وجد أن إضافة الجبريلين للحبوب ، أدى إلى زيادة إنزيمات تحليل البروتين protenase ، بالإضافة إلى الألفا – أميليز ∝ amylase فى طبقة خلايا الأليرون بالنجيليات .

هـ- **زيادة تخليق β, 1,3Glucanase** : وهو إنزيم مسئول عن تحلل جدر خلايا الإندوسبرم فى الحبوب .

و- **انزيمات أخرى** : ينشط الجبريلين من الإنزيمات المسئولة عن ازدواج الحامض النووى الدى أوكسى DNA ، وتخليق الحمض النووى الريبوزى RNA ، مع تنشيط تخليق البروتينات ، وغيرها من إنزيمات التحول الغذائى .

٤- تخليق الأحماض النووية :

باستخدام الفوسفور المشع ^{32}P ، وجد أن إضافة الجبريلين للسويقة الجنينية العليا، فى البسلة القزمية ، من السلالة النقية ألاسكا Alaska ، أدت إلى زيادة قدرة الفوسفور المشع للإرتباط بالأحماض النووية DNA ، RNA . وقد إزدادت هذه القدرة ، وضوحاً ، فى مناطق الساق اليافعة الغضة ، التى تظهر إستجابة سريعة للجبريلين ، عنها فى المناطق الناضجة ، والتى لا تستجيب لإضافة الجبريلين . وقد إرتبط ذلك بزيادة محتوى الساق المعامل ، من الأحماض النووية . ورغم أن إضافة الجبريلين ، إلى الساق القزمية للبسلة ، أدت إلى زيادة إنقسام وإستطالة الخلايا ، وكان ذلك متوافقا مع زيادة محتوى الأحماض النووية ، إلا أن الدليل القاطع بتأثير الجبريلين

، المباشر ، على زيادة محتوى الأحماض النووية ، ينقصه البرهان . فقد يكون تأثير الجبريلين على الإنقسام الخلوى ، والإستطالة ، تابعاً ، وليس أثراً مباشراً ، لزيادة تركيز الأحماض النووية . فقد بينت تجارب نظم طبقات الأليرون ، فى النجيليات ، عدم تأثير الجبريلين على تركيز الأحماض النووية ، أو البروتينات المرتبطة ، كمّا أو نوعاً، بدرجة معنوية ، حيث لوحظ زيادة هذه المواد (البروتينات ، والأحماض النووية) قبل إضافة الجبريلين. فالزيادة ، أو النقص ، هنا فى البروتينات أو الأحماض النووية ، لم تكن ناتجة عن إضافة الجبريلين من الخارج ، ولكنها ناتجة عن تميز differentiation الأنسجة ، وتطورها Development .

وعلى ذلك ، فليس من المرجح ، إذن ، أن يكون الجبريلين الذى يعمل على تخليق amylase ∝ ، أو زيادة نشاطه ، هو المسئول عن تخليق الأحماض النووية ، فى خلايا طبقة الأليرون ، أو قد يكون النمو والتميز ناتجا عنه ، ولكنه قد يساعد فى ذلك .

هذا . . وقد أيدت تجارب ، عديدة ، هذا الاتجاه ، حيث ثبت بالدليل القاطع ، أن المحتوى الكلى للبروتينات ، والحمض النووى الريبوزى ، كان متشابهاً فى الأنسجة المعاملة بالجبريلين ، والغير معاملة به . وقد عزى البعض ، زيادة تخليق الألفا أميلز ، أو زيادة نشاطه ، نتيجة المعاملة بالجبريلين ، إلى تاثير الأخير على تحفيز تجميع الريبوسومات ، وزيادة أعدادها المتكاثفة ، على الشبكة الإندوبلازمية . وهو يتيح فرصة أكبر ، لتجميع وإرتباط ، الأحماض الأمينية ، اللازمة لتخليق الإنزيم .

أما تأثير الجبريلين على نشاط الجين gene action ، المسئول عن تخليق الإنزيم ، وإستنساخه ، فهو أمر مشكوك فيه. حيث ، تتواجد البروتينات ، والحمض النووى الريبوزى ، فى الأنسجة النباتية ، الغير معاملة بالجبريلين ، وبنفس التركيز تقريبا ، كما هو الحال فى الأنسجة المعاملة . ومن المشكوك فيه أيضا ، إن كان الجبريلين لازم لتكوين ، وتخليق ، الحمض النووى الدى أوكسى DNA ، أو إظهار نشاطه ، لازم – أيضاً – فى تخليق إنزيم الألفا أميلز . فقد وجد أن المعاملة بمركب 5- Fluoro deoxy uridine (FUDR) ، المثبط لتخليق الحمض النووى الدى أوكسى DNA ، لا تمنع تكوين إنزيم الألفا أميلز ، فى نظم طبقات الأليرون . وهى أنسجة غير تامة . كما وجد أن إضافة الجبريلين ، للأنسجة النشطة فسيولوجيا ، مثل

السويقة الجنينية السفلى ، فى الخس ، والتى تؤدى إلى إستطالتها ، لا يترتب عليها زيادة تركيز، أو نشاط ، الحمض النووى الدى أوكسى. ورغما عن ذلك ، فإن تضاعف تركيز الحمض DNA لازم ، وضرورى ، لكى يمارس الجبريلين تأثيره على النمو، أو الإستطالة الظاهرة للخلايا . فإذا منع تخليق الحمض DNA ، بإستخدام 5- FUDR ، تمتنع ، أيضاً ، بالتبعية حدوث النمو . والعكس صحيح ، إذا تم تشجيع تخليق الحمض DNA ، بإضافة Thiamine ، يستتبعه حدوث الإنقسام والاستطالة ، أى حدوث النمو. ولا يعرف ، على وجه التحديد ، إن كان الجبريلين المسبب لإستطالة الخلايا ، قد يسبب ، أو لا يسبب ، تضاعف الحمض النووى DNA ، المشترك فى إستطالة الخلايا ، فيمكن تثبيط النمو ، المتسبب عن المعاملة بالجبريلين ، بإستخدام 5- FUDR ، كما يمكن التغلب على هذا التثبيط ، بإستخدام Thiamine .

ويرى كثير من الباحثين ، أن إستطالة غمد الريشة فى الشوفان ، وهو ناشىء عن إستطالة الخلايا فقط ، وليس إنقسامها ، يتم عبر مراحل تطورية مختلفة ، طورها الأول حساس لوجود الجبريلينات ، بينما يكون طورها الأخير ، حساس لوجود الأوكسينات. ويعتمد الطور الأول على تضاعف الحمض الريبوزى DNA ، والذى يتم تثبيطه بمركب 5 FUDR ، بينما لا يتأثر الطور الثانى ، الحساس للأوكسين ، بالمركب التثبيطى ، 5 FUDR .

ويرى آخرون ،أن التأثير التثبيطى لمركب FUDR 5 ، يختلف بإختلاف النوع النباتى ، وأن تضاعف الحمض DNA ، ليس ضرورياً للجبريلين ، لكى يظهر أثره الفسيولوجى . فقد وجد أن إضافة 5 FUDR إلى البسلة القزمية ، لا تثبط تخليق أو نشاط الجبريلين المسبب للإستطالة . كما أن إضافة الجبريلين لبادرات القمح ، تسبب إستطالتها ، ولكنها ، فى نفس الوقت ، لا تؤثر على إنقسام الخلايا ، أو تكوين ، ومضاعفة ، الحمض النووى الدى أوكسى DNA .

٥- التأثير على دورة Cyclic AMP – AMP الدائرية

تعمل دورة Cyclic AMP – AMP الدائرية كمهد وسيط لتأثير الجبريلين ، وإظهار نشاطه الفسيولوجى . فقد وجد أن إضافة الجبريلين ، تحرر C – AMP وهو المسئول عن تخليق إنزيم ∝ amylase . وقد تأكد ذلك من تحفيز تخليق إنزيم ∝

amylase ، عن طريق إستبدال الجبريلين ، بمركب C-AMP ، فى طبقة الأليرون ، بالشعير .

ويرى عدد من الباحثين ، أن دور C-AMP فى النبات ، أمر مشكوك فيه ، حيث أن التركيز المطلوب منه ، للإحلال محل الجبريلين ، يزيد عن المائة مرة ، علاوة على إختلاف أثره الفسيولوجى عن الجبريلين ، فى التفاعلات الفسيولوجية الأخرى ، كنمو الساق ، ودفع تكوين الإزهار ، وغيرهما .

٦- نفاذية الأغشية الخلوية Membrane permeability

سبق أن بيّنا ، أن تركيز الأحماض النووية ، فى الأنسجة المعاملة بالجبريلين، والغير معاملة به ، تتقارب كثيراً ، كما أن تخليق ∝amylase ، تحت تأثير الجبريلين ، ناتجا لما بعد التأثير ؛ أى متأخراً . ويبدو أن تاثير الجبريلين المنشط ، يكون من خلال تأثيره على مراكز الإنفاذ الإختيارى ، فى الأغشية الخلوية ، مثل : الليسثنين Lethicine.

كما يبدو أن هناك إحتمالية إرتباط الجبريلين ، ببعض جزيئات الغشاء الخلوى ، لإظهار نشاطه ، إلا أن التجارب التى استخدم فيها الجبريلين المشع ، دحضت من هذه الإحتمالية .

ويرى آخرون ، أن إضافة الجبريلين أدت إلى زيادة نفاذية خلايا طبقة الأليرون للسكروز ، وكان ذلك مصحوباً بزيادة النشاط الإنزيمى لإنزيمين PCC transferase ، PCG transferase ، وهما المسئولان عن تحفيز تخليق الفوسفوليبيدات ، المكونة للغشاء السيتوبلازمى . ولذا يرى هؤلاء ، أن تأثير الجبريلين ، يكون من خلال تأثيره على تركيب الغشاء السيتوبلازمى ، وخاصة الليسثينات . وقد تأكد ذلك من دراسة نفاذية غشاء صناعى ، مخلقّ من الليسنثين Licithine ، والكوليسترول ، و Dicetyl phosphate ، فى وجود ، وعدم وجود الجبريلين . ففى وجود الجبريلين ، إزدادت حركة المواد الذائبة المختبرة (أيونات من الكرومات ، وجزيئات من الجلوكوز) عبر هذا الغشاء ، وكان التأثير واضحاً ، بدرجة أكبر ، من الليسثينات ، ولو أن كيفية ذلك، غير معلومة بالضبط .

الفصل الخامس والعشرون

السيتوكينينات Cytokinins

- إكتشاف الكينينات .
- ماهية الكينينات ؟
- التركيب الكيماوى للكينينات .
- وجود السيتوكينينات فى النبات .
- أماكن تخليق السيتوكينينات فى النبات .
- التحولات الغذائية للسيتوكينينات :
  - التخليق - الهدم .
- إنتقال السيتوكينينات .
- إستخلاص وتقدير السيتوكينينات :
- الإستخلاص والتنقية – التقدير الكمى .
- الإختبارات الحيوية :
  - الإختبار الحيوى لنخاع نبات الدخان - الإختبار الحيوى بإستخدام فلقات الفجل - الإختبار الحيوي بإستخدام فلقات اللفت - إختبارات حيوية تعتمد على قدرة السيتوكينين لحفظ الكلوروفيل ، وتأخير الشيخوخة .

الفصل الخامس والعشرون

السيتوكينينات Cytokinins

إكتشاف الكينينات Discovery of Kinins

من الحقائق العلمية المعروفة ، أن النمو فى مناطق النمو ، يحدث كنتيجة طبيعية ، لإنقسام الخلايا المرستيمية (الجنينية) وإستطالتها . وبإكتشاف الجبريلينات والأوكسينات ، وجد أن تأثيراتهما الفسيولوجية تتركز ، بصفة أساسية ، على إستطالة الخلايا ، وزيادة حجمها ، دون إنقسامها عادة . وليس من المعقول أن يتم النمو ، إلى ما لا نهاية ، بالإستطالة فقط ، دون زيادة عدد الخلايا . فالإستطالة تتم فى حدود خاصة ، يحددها السلوك الوراثى . لذا كان من المتوقع وجود عامل ما ، هرمونى الطبيعة ، يتحكم فى إنقسام الخلايا ، وزيادة عددها ، وخاصة فى مناطق النمو الجنينية ، وظل هذا الإعتقاد سائداً ، حتى الأربعينات من القرن الماضى . وفى العام 1941 ، حاول Overbeck *et al* ومساعدوه ، تنمية الأجنة المفصولة ، لنبات الداتورا ، وغيرها من النباتات ، فى مزارع صناعية ، ووجد أن إضافة مستخلص حبوب الذرة ، الغير ناضجة ، والجنكو Ginkgo ، و Aesculus ، والحليب النباتى الإندوسبرمى لجوز الهند ، تشجع كلها ، من نمو الجنين ، فى المزرعة الصناعية .

وفى عام 1950 ، أعاد Skoog *et al* ومساعدوه ، فى جامعة ويسكنسن الأمريكية ، إستخدام تقنية زراعة الأنسجة ، التى إستخدمها Overbeck *et al* ومساعدوه ، مع أنسجة نخاع نبات الدخان . وإستبدال المستخلصات النباتية ، فى البيئة الصناعية ، بالعناصر الغذائية الكبرى ، والصغرى ، وبعض الفيتامينات ، والسكروز . ولاحظ فشل النسيج فى النمو . وبإعادة التجربة مع إضافة الأوكسينات ، لاحظ إستطالة خلايا النسيج فقط ، ولم يلاحظ إنقسام خلاياه ، أو تضاعفها .

وفى عام 1954 ، تمكن Joblonski and Skoog من ملاحظة بعض الإنقسامات النشطة ، فى خلايا نسيج النخاع ، عند زراعته مع أجزاء من نسيج اللحاء

لنفس النبات ، واستنتجا أن نسيج اللحاء ، لابد وأن يكون مصدراً لعامل ما، هو الذى دفع الخلايا إلى الإنقسام .

ومن هنا بدأت محاولات ، عديدة ، لفصل مكونات كل من المستخلصات المستخدمة ، ومحتويات اللحاء ، وعزلها ، وتنقيتها ، ومعرفة تركيبها الكيماوى، وأسباب تنشيط الإنقسام الخلوى ، فى الأنسجة المختبرة .

و فى عام 1955 ، توافرت معلومات عن تمكن *Miller et al* ومعاونوه ، من إستخلاص مادة تحفز الإنقسام الخلوى ، ناتجة عن إنحلال artefact لنواتج جزيئات DNA الحيوانات المنوية فى الحيوان ، كما أمكن معرفة تركيبها الكيماوى (6 furfuryl Amino purine) ، وبإستخدامها ، بتركيز منخفض جداً ، فى مزارع أنسجة نخاع الدخان ، وجد أنها تحفز من إنقسام الخلايا ، بدرجة كبيرة ، وتكّون كتلة من خلايا بارنكمية ، غير منتظمة ، من الكالوس Callus ، عندما يضاف إليها الأوكسين . وقد عرفت هذه المادة بالكينتين Kinitin . وتعنى الكلمة المواد المسببة للإنقسام الخلوى ، كما تمكن كل من Steward و Shantz (1957) ، من عزل مادتين ، من الحليب النباتى لجوز الهند ، هما Diphenyl urea و Myo inositol . وبإستبدال حليب جوز الهند ، بهاتين المادتين ، فى مزارع الأجنة ، فشلت الأخيرة فى النمو . مما يوحى بإحتواء حليب جوز الهند ، على مواد أخرى ، إضافية ، هرمونية فى طبيعتها ، مثل : الأوكسينات ، والجبريلينات ، والأحماض الأمينية ، والنووية ، وغيرها ، خلاف المادتين المفصولتين . وأن التأثير الذى يحدثه لبن جوز الهند ، ما هو إلا تأثير مشترك ، لجميع هذه المواد ، وليس تأثيراً منفرداً ، لمادة بعينها . كما أصبح من الثابت ، أن تكوين الكالوس فى مزارع أنسجة الدخان ، يتطلب وجود عاملين من عوامل النمو، على الأقل ، لتشجيع الإنقسام ، هما الكينتين (نواتج تحلل جزئ DNA) ، والذى لم يتم اكتشافه أو استخلاصه طبيعياً حتى هذا التاريخ ، فى النبات ، إضافة إلى الأوكسين . فالأول وحدة غير مؤثر فى ذلك ، وتأثيرهما المشترك ، هو الذى ينتج عنه الإنقسام والنمو .

ثم توالت الإكتشافات بعد ذلك ، ووجد أن قاعدة الأدنين ، وهى قاعدة بيورينية، موجودة فى الأحماض النووية . لها تأثيرات مشابهة ، لتأثير الكينتين ، فى

تحفيز الإنقسام الخلوى ، ولو أنها أقل نشاطاً ، كما أمكن تخليق كثير من الكينتينات فى المعمل ، مثل : benzyl adenine ، وكبريتات الأدنين Adinine sulphate و 2 ip وغيرها ، وجميعها مواد تحفز الإنقسام الخلوى ؛ أى كينينات Kinitins .

ويرى المهتمين بعلوم النبات ، أنه من الأفضل إستخدام مصطلح السيتوكينينات بدلا من الكينينات ، والأخير هو المصطلح المستخدم فى علم الحيوان ، لأنواع مواد مختلفة ، رغم أنهما ظلا مرادفان ، شائعان فى الإستعمال ، وحتى يختص السيتوكينين (Cytokininis = إنقسام الخلية) بالمواد النباتية ، المسببة للإنقسام الخلوى ، فى نسيج نخاع الدخان ، عند إستعماله مع الأوكسين .

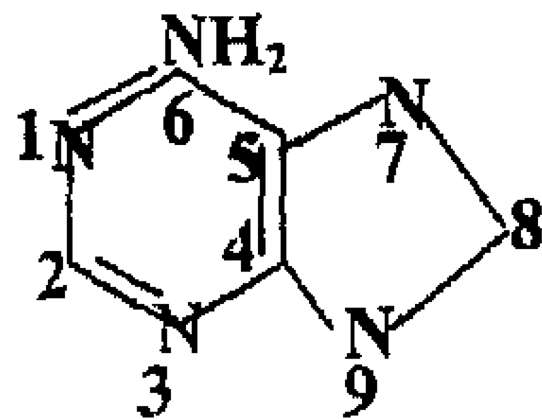
وفى عام 1963 ، تمكن Lethom من إستخلاص ، وتنقية ، وبلورة ، أول سيتوكينين نباتى ، كمادة طبيعية ، لأول مرة ، وليست مصنعة ، وذلك من كيزان الذرة الشامية ، الغير ناضجة *Zea mays* ، وأطلق عليه إسم Zeatin ، نسبة إلى مصدره ، ثم تلى ذلك ، إكتشاف وجوده فى أنواع نباتية اخرى ، وقد أمكن معرفة ، وتحديد، تركيبه الكيماوى ، فهو يشبه التركيب الكيماوى للأدينين ، مع إستبدال بعض المجاميع الحرة ، على قاعدة البيورين ، كما أمكن تصنيعه فى المعمل .

ماهية الكينينات ؟

مما سبق يمكن تعريف الكينينات (السيتوكينينات) بأنها مجموعة من المركبات الكيماوية العضوية ، التى تسبب إنقسام الخلايا ، فى الأنسجة النباتية ، وهى تشترك فى تركيبها العام ، المكون عن قاعدة بيورين ، محملة بمجموعات مختلفة ، على ذرة الكربون رقم 6 أو 1 . وقد أعتبرت هذه المواد ، هرموناً نباتياً ، بعد أن أمكن عزلها ، من كثير من الأجزاء النباتية ، لأنواع مختلفة .

التركيب الكيماوى للكينينات :

يمكن إعتبار أغلب السيتوكينينات المكتشفة ، المسببة لإنقسام الخلايا ، مشتقات لقواعد البيورين (6-Amino Purine) . وجميعها – أى المشتقات – تماثل السيتوكينين الطبيعى ، فى تأثيره الفسيولوجى ، والمورفولوجى ، على الأنسجة النباتية. فالأدينين ، نفسه ، يُظهر نشاطاً سيتوكينينيا ، ولو أنه ضعيف .

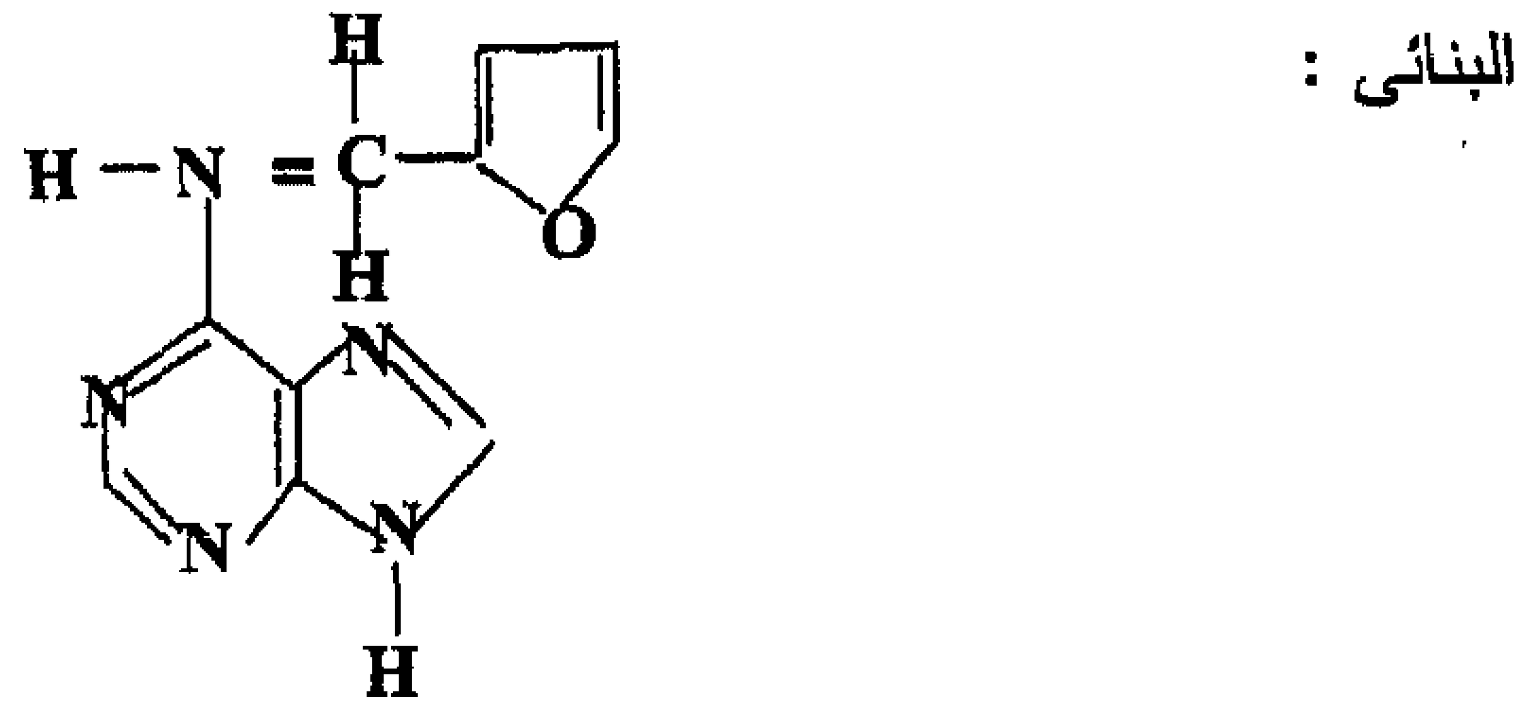


Adinine (6 – Amino Purine)

ويزداد النشاط السيتوكينينى لنواة الأدنين ، إذا توافر وجود سلسلة جانبية إستبدالية ، على ذرة الكربون رقم 6 أو 1 فى جزئ الأدنين . ولا يختلف النشاط الفسيولوجى ، كثيراً ، بإختلاف السلسلة الجانبية ، فى هذه المشتقات ، بشرط أن تكون هذه السلسلة غير قطبية . وقد تكون السلسلة الجانبية مستقيمة ، أو متفرعة ، وقد تحمل السلسلة حلقة عطرية . ويفقد السيتوكنين نشاطه إذا عدّلت ، أو أتلفت ، نواة الأدنين ، أى أن وجود نواة الأدنين لازمة ، ومتطلبة ، لنشاط السيتوكينينات . أما إستبدال نواة الأدنين ، بأى من الأنوية ، الأخرى ، مثل : الجوانين أو السيتوسين ، فالمركبات الناتجة عنها ، غير نشطة ، ومن أمثلتها : فيورفيوريل جوانيين ، والبنزيل سيتوسين benzyl Cytosine ، فهى عديمة النشاط السيتوكينينى . وبالرغم من ذلك ، فقد أكتشفت بعض المركبات التى لا تنتمى إلى قاعدة البيورين ، ولكنها ذات نشاط سيتوكينينى ضعيف مثل : مركبات myoinositol و benzimidazol و N.N Diphenyl urea.

ومن أهم مشتقات أدنين قاعدة البيورين ؛ ذات التأثير السيتوكينينى القوى ، والتى أمكن تصنيع بعضها معملياً ، ما يلى :

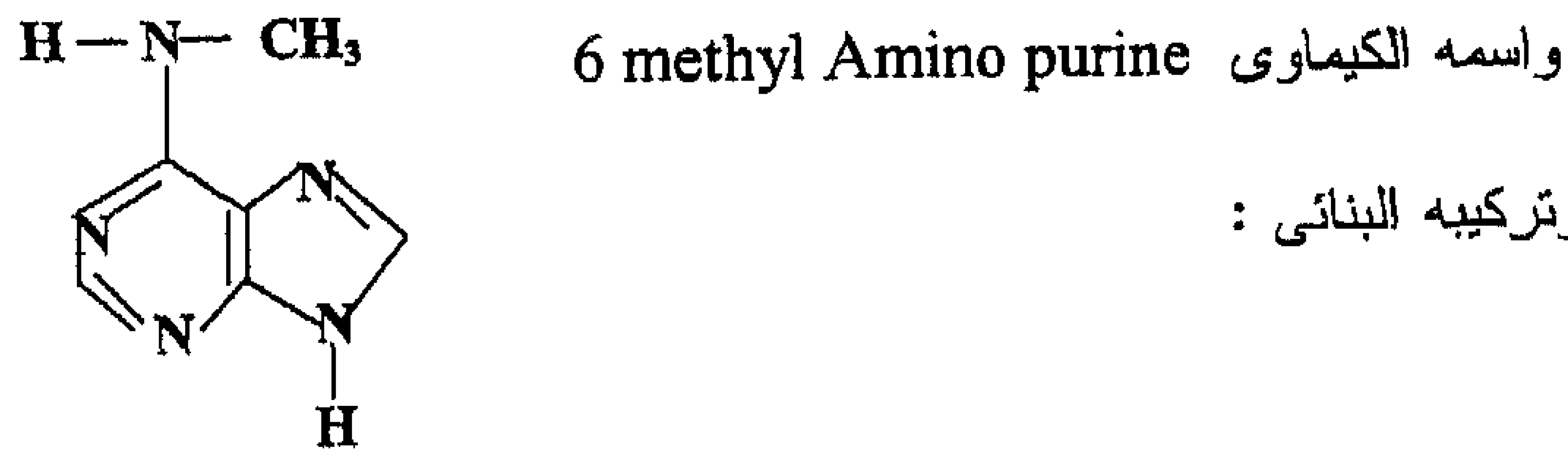
١- الكينتين **Kinitin** واسمه الكيماوى 6-Furfuryl amino purine وتركيبه البنائى :



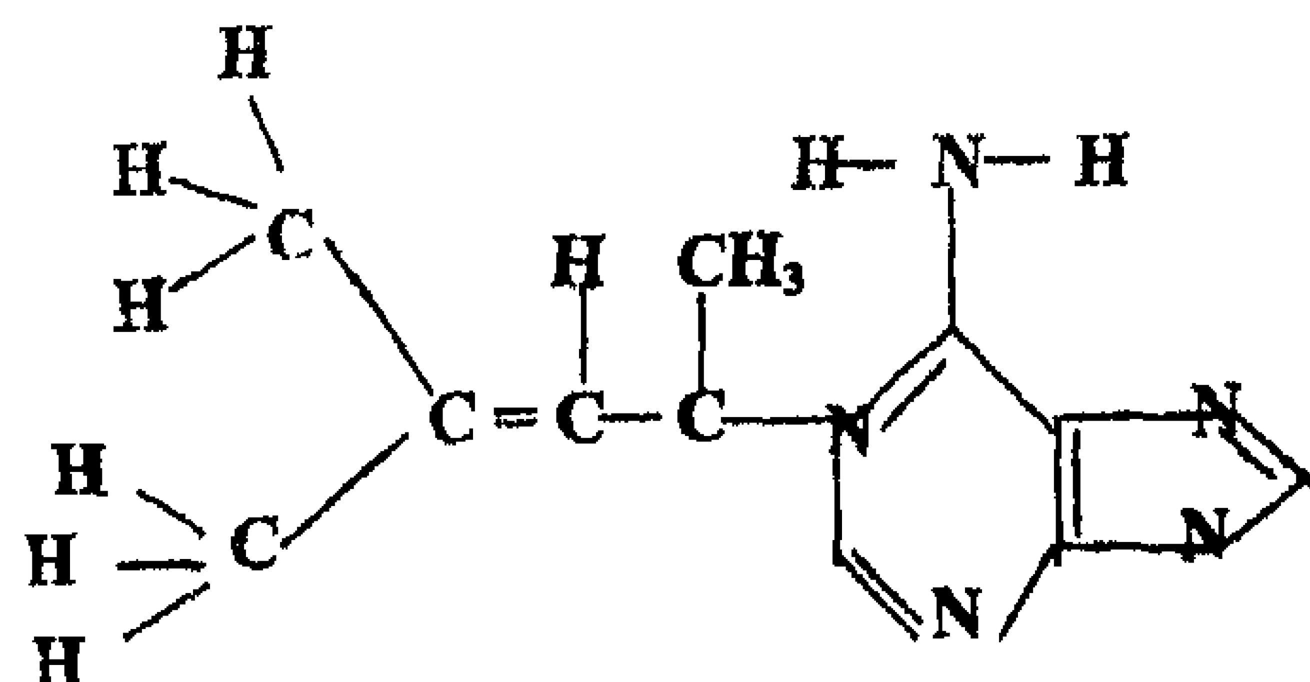
٢- ميثيل أدنين **Methyl adinine** :

واسمه الكيماوى 6 methyl Amino purine

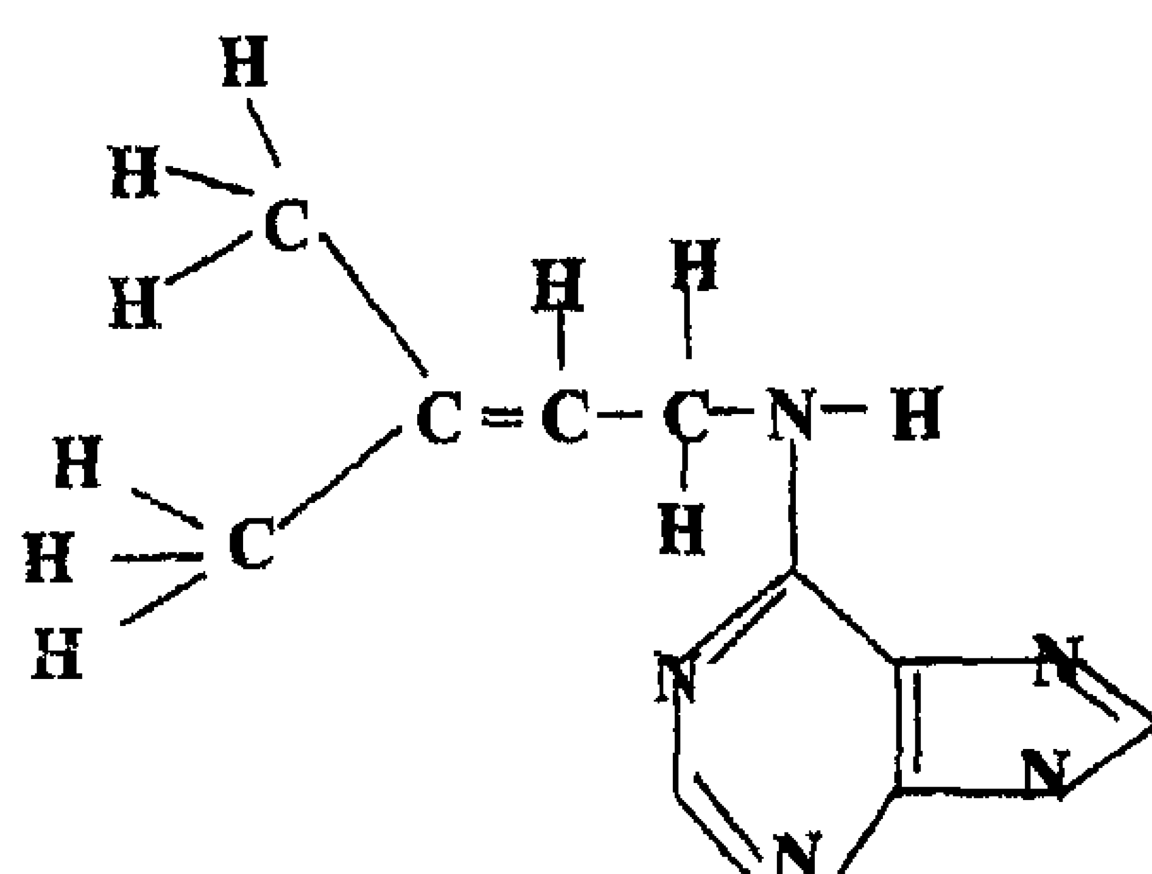
وتركيبه البنائى :



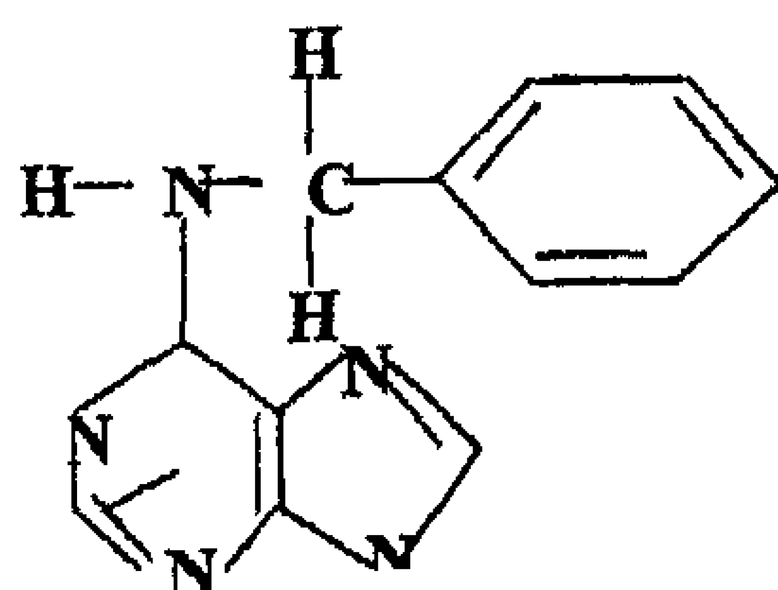
٣- 1- (४ - ४ - Dimethtl allyl) – adinine : وتركيبه البنائى :



٤- 6 – (४ - ४ - Dimethyl allyl) adinine وتركيبه البنائى :

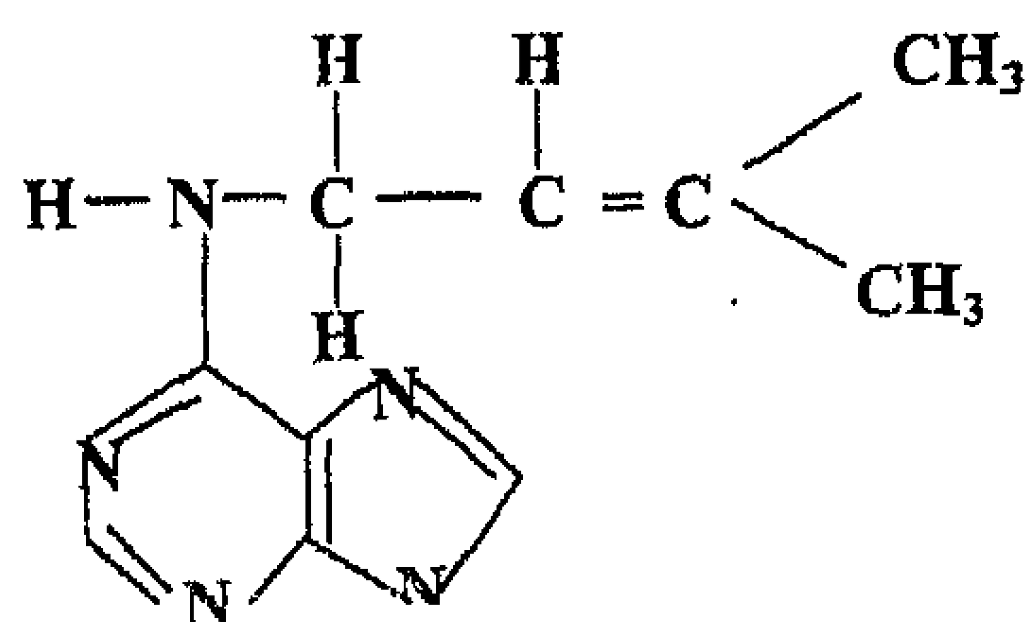


٥- بنزيل أدنين 6 benzyle Amino purine : وهو ، أيضا ، سيتوكينين صناعى ، وتركيبه البنائى :



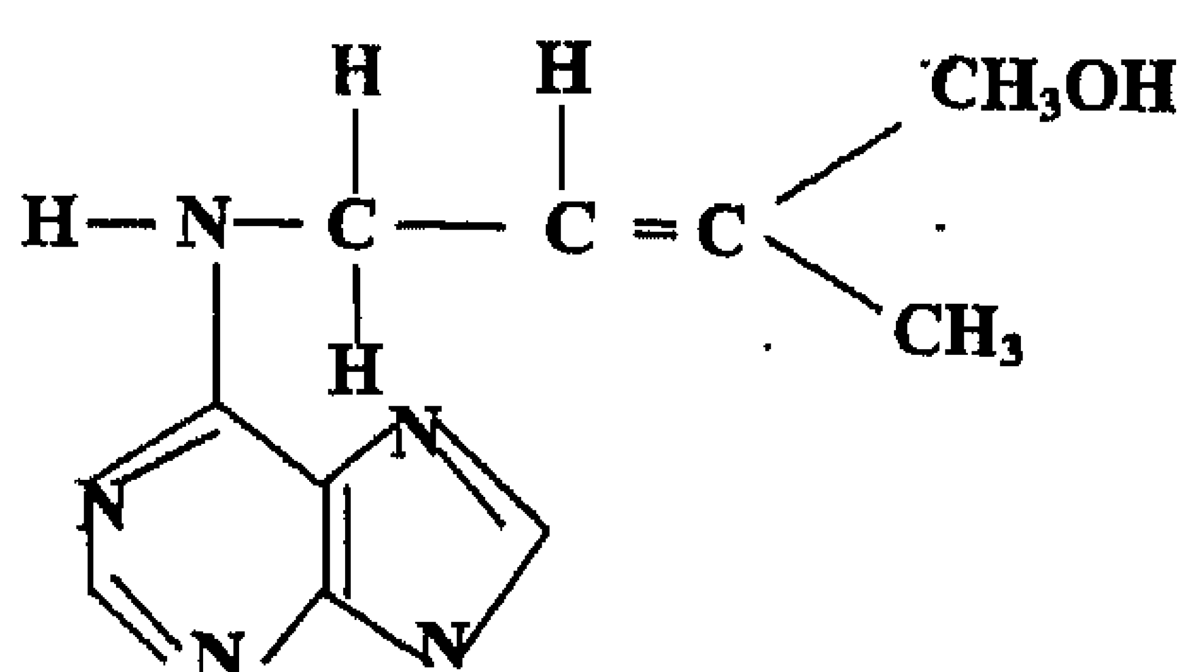
٦- Iso Pentenyl Adenine (IPA) : وتركيبه البنائى :

وهو من السيتوكينينات المخلقة الاصطناعية ، التى تحتوى على سلسلة جانبية للأيزوبنتيل



٧- Zeatine :

وهو من السيتوكينينات الطبيعية التى أمكن فصلها من النبات ، وتركيبه البنائى :



وجود السيتوكينين فى النبات Occurrence of Cytokinine in the plants

يدخل السيتوكينين فى تركيب الحمض النووى t-RNA فى الخميرة والنباتات الراقية ، ولذلك فهو يؤثر على تحوير الشفرة الوراثية من خلال التأثير على الاستنساخ anticodon وما يترتب عليها من إختلاف نوعية الإنزيمات والبروتينات الناتجة . وتوجد السيتوكينينات ، فى النباتات الزاقية ، فى أى من الصورتين الآتيين ، أو هما معاً .

١- **الصورة الحرة :** وهى الصورة الفعالة فى الأنسجة النباتية . ويعتبر مركب dihydrazeatin هو المركب الرئيسى للسيتوكينينات الحرة فى الفاصوليا .

٢- **الصورة المرتبطة :** حيث ترتبط مع مشتقات القواعد النتروجينية للبيورين ، فى جزئ الحمض النووى الريبوزى RNA ، الخاص بتخليق الأحماض الأمينية ، وخاصة السيرين ، والتيروسيرين . ولا يوجد دليل مباشر واضح على إرتباط السيتوكينين بالأحماض الأمينينة مباشرة ، أو ببتيداتها أو البروتينات الناتجة عنها .

وتختلف النسبة بين الصورة الحرة والمرتبطة ، فى الأنسجة النباتية ، بإختلاف نوع النسيج النباتى ، ودرجة نشاطه الفسيولوجى ، وكلما تقدم النبات فى العمر ، وقل نشاطه ، زادت نسبة السيتوكينينات المرتبطة ، على حساب إنخفاض نسبة السيتوكينينات الحرة ، كما تختلف هذه النسبة بإختلاف النوع النباتى ، وظروفه البيئية .

وقد تختص بعض الأنسجة النباتية ، فى النبات الواحد ، دون غيرها ، بوجود السيتوكينينات ، أو هكذا فصلت . فقد وجدت السيتوكينينات فى عصير الطماطم ، ونسيج الكامبيوم بالدخان ، ولبن جوز الهند ، وسائل الجذور ، فى عباد الشمس ، وبادرات البسلة ، والجاميتوفايت الأنثوى ، فى نبات الجنكو *Ginkgo biloba* ،

والجنين فى البذور ، والإندوسبرم فى حبوب النجيليات ، والمرستيمات الطرفية ، والعقد الجذرية ، والمناطق الأخرى ، التى تظهر إنقساماً ونشاطاً . ويرتبط السيتوكينين فى النبات بالريبوسومات Ribosomes ، كما ثبت فى فحص الريبوسومات المعزولة من القمح ، وهو ارتباط ذو تخصص مطلق ببروتين حامل يعرف بإسم allosteric protein ، وهو نوع من الإرتباط يختص بتنظيم عمليات التحول الغذائى للبروتين وتمثيله . فالسيتوكينين يمثل جزءً من التركيب الجزيئى للحمض النووى الريبوزى الرسولى tRNA أى أنه يدخل فى تركيبه . إلا أن بعض النباتات تحتاج إلى إضافة السيتوكينين من الخارج لإظهار وظيفته أو زيادة فعاليته ، السيتوكينين المرتبط ، بالحمض النووى tRNA فى الإنقسام والنمو ، فى تجارب المعمل *In vitro* .

وكما أستخلص الزياتين Zeatin من كيزان الذرة الشامية الغضة ، فقد أستخلص ، أيضاً ، من أوراق البيجونيا ، وعباد الشمس ، وفطرة *Rhizopogom roseus* . أما السيتوكينينات المرتبطة ، فقد أستخلص الريبوسايد Ribo furanosyl Zeatin من السائل اللبنى ، لإندرسبروم جوز الهند Zeatin riboside ، حيث يرتبط مع سكر الرايبوز الخماسى من الذرة الشامية الغضة ، وثنائى الهيدروزياتين ، من بذور الترمس الصفراء ، ومشابهات الزياتين 6 N isopentenyl (IPA) Adenine ، وهو المعروف 6 N - δ- δ dimethylallyl amino Purine وهو مركب يشبه الزياتين Zeatin عدا وجود مجموعة الهيدروكسيل ، قد أستخلص من نواتج تحلل الحمض الريبوزى RNA ، فى الخميرة ، والبسلة ، والذرة . كما أستخلص Raphanatin من نبات الفجل *Raphanus sativum* ، حيث يرتبط فيه Zeatin مع سكر الجلوكوز .

ومن السيتوكينينات النشطة ، التى أمكن فصلها ، وإستخلاصها واستخدامها بصورة نقية ، السيتوكينين المعروف methyl butenyl Amino purine ، حيث تم فصله ، من مزارع بكتيرية عديدة ، منها *Corynebacterium fascians* و *Agrobacterium tumefacians* و *Rhizobium japanicum* .

وجميع تأثير مثل هذه المركبات يتركز ، بصفة أساسية ، فى إنقسام الخلايا ، و كلها تضم فى مجموعة واحدة ، من المركبات ، هى مجموعة سيتوكينين ، تمييزاً لها

عن مصطلح الكينيتن ، وهو المصطلح الذى يستخدمه باحثوا فسيولوجيا الحيوان، ويطلقونه على مجموعة من المواد الببتيدية ، المسببة للإنقباضات العضلية ، وهى تأثيرات مختلفة ، تمام الإختلاف ، على الكينينات النباتية .

أماكن تخليق السيتوكينات فى النبات

كان الإعتقاد السائد هو أن مركز تخليق الستوكينينات هو قمم الجذور ، ثم ينتقل منها ، إلى باقى أعضاء النبات ، وقد أكدت هذا الإعتقاد نتائج عدة تجارب ، أجريت على عباد الشمس ، وغيره ، من نباتات . فقد وجد أن الأوراق المفصولة ، عن النبات الأم ، تفقد لونها الأخضر ، وتصفر ، رغم وضعها فى محلول مغذى للمحافظة عليها . وإذا كانت الأوراق قادرة على تكوين الجذور العرضية ، فسرعان ما تستعيد لونها الأخضر، من جديد ، وتتأخر مظاهر الشيخوخة بها . كما وجد أن معاملة الاوراق المفصولة ، بالسيتوكينين ، تؤخر من مظاهر الشيخوخة ، وقد فسر ذلك ، فى حينه ، بأن السيتوكينين المضاف ، يعوض السيتوكنين الطبيعى ، الذى يتخلق فى قمة الجذور .

وتلى هذه المرحلة ، إكتشاف تخليق السيتوكينينات فى أماكن ، وأعضاء أخرى ، بعيدة عن مركز التخليق الرئيسى فى الجذور ، وأنها تنتقل ، أيضاً ، إلى أماكن أخرى ، تظهر فيها أثرها الفسيولوجى ، وقد أكد ذلك كثير من المظاهر ، أهمها :

١- إذا فصل المجموع الجذرى لنبات طماطم مزهر ، يمكنه تكوين الثمار ؛ أى أن الأخيرة لا تعتمد على الجذور ، فى إمدادها بالسيتوكينين ، ولكن أجزاء النبات الأخرى ، بخلاف الجذر ، يمكنها تدبير إحتياجات الثمرة للسيتوكينين .

٢- إحتواء الثمار البذرية على كمية من السيتوكينين أكبر من مثليها اللابذرية ، أى البذور تعمل كمراكز هامة لتخليق السيتوكينات .

٣- جميع الخلايا والأنسجة النشطة فسيولوجياً ، مثل : البراعم الساكنة المتكشفة ؛ أى قبل التفتح مباشرة ، تحتوى على نسبة من السيتوكينينات ، والأحماض النووية . وهو أمر لا يمكن تجاهله ، ويشير إلى إحتمال تخليق السيتوكينينات فى مثل هذه الأنسجة .

وتوحى هذه النتائج إلى أن السيتوكينين يُخلق فى الجذور فى مرحلة البادرة ، وخلال فترة نموها الخضرى ، ثم ينتقل خلال أوعية الخشب إلى الأجزاء الخضرية العليا . كما قد يتخلق فى المناطق المرستيمية ذات النمو المستمر ، والأوراق حديثة التكوين ، والثمار النامية ، والبذور الغير ناضجة تماماً .

التحولات الغذائية (أيض) للسيتوكينينات Cytokinins Metabolism

١- التخليق Biosynthesis

قلنا أن السيتوكينينات هى مشتقات جزئ أدنين قاعدة البيورين ، الموجودة فى الأحماض النووية DNA , RNA . والدراسات التى أجريت على التخليق ، محدودة للغاية ، ولم تشر إلى مسار واضح . ومن المفترض أن مسار تخليق مثل هذه المركبات ، هو مسار شبيه بتخليق الأدنين ، ويتم بنفس الطريقة التى يتكون بها قواعد البيورين فى النبات (راجع التحولات الغذائية للمؤلف) . وتشتق السلسلة الجانبية للأيزوبنتيل Isopentyl من حمض الميفالونيك Mevalonic .

٢- الهدم Breakdown

ولا يختلف مسار الهدم ، عن مسار البناء ، فكلاهما غير مؤكد ، كما أن مصير نواتج التحليل والهدم ، فى جسم النبات ، غير معروفة بالضبط . لذلك من المعتقد أن السيتوكينينات تتأكسد إنزيمياً ، تحت تأثير إنزيم Oxidase .

فقد أشارت التجارب التى أستخدم فيها الكربون المشع ^{14}C ، أن Zeatine قد تحلل أولاً بإنفصال السلسلة الجانبية عن الأدنين ، ثم ظهر ، بعد ذلك ، عديد من المركبات المتداخلة ، منها جلوكوسيدات غير نشطة فسيولوجياً .

إنتقال السيتوكينينات Cytokinins transport

دل إستخدام الكربون المشع ، وتتبعه فى الأنسجة النباتية ، أن البنزيل أدنين ظل متمركزاً فى مكان الإضافة ، أو يبدو كذلك . وهو الذى دعى إلى الاعتقاد بأن ، السيتوكينينات ضعيفة الإنتقال ، فى الأنسجة النباتية الحية ، على عكس الأوكسينات ، والجبريلينات . ويبدو أن السيتوكينينات تنتقل من مراكز تخليقها ، وخاصة قمم الجذر ، ضد تيار النتح ، فى أنسجة الخشب ، بالجذر ، وحتى أماكن إستهلاكه . فقد أظهرت

نتائج تحليل عصارة الخشب ، لكثير من النباتات ، إرتفاعاً ملحوظاً فى تركيز الستوكينينات . ومن ناحية أخرى ، فقد أوضحت ، بعض النتائج ، التى أجريت على أجزاء من العنق ، والجذور ، والسويقات تحت الفلقية ، أن للكينينتين حركة إستقطابية فى الإتجاه القاعدى ، ولكنها ضئيلة للغاية ، إضافة لإعتمادها على وجود الأوكسين .

ونظراً لتعارض النتائج التى أجريت على إنتقال السيتوكينينات فى النبات ، فإنه يمكن أن نقول ، إجمالاً ، أن السيتوكينينات تنتقل قطبياً وغير قطبي .

إستخلاص وتقدير السيتوكينات :

أولاً : الإستخلاص والتنقية Extraction and Purification

يتم إستخلاص السيتوكينينات من الأنسجة النباتية الجافة ، أو الغضة ، بإستخدام كحول الإيثايل 75 – 80 % ، حيث يسحق ، أو يطحن ، وزن معلوم من النسيج النباتى ، المراد إستخلاصه فى هاون صينى ، أو خلاط كهربى ، مع الكحول ، ثم ينقل الراشح كميا ، إلى جهاز الطرد المركزى ، ويفصل الراشح ، ويعاد استخلاص البقايا النباتية ، مرة أخرى ، بالماء ، وهكذا حتى تمام الإستخلاص فى حجم قياسى معلوم .

ثانياً : التقدير الكمى :

يستخدم المستخلص ، الخام ، لتقدير السيتوكينينات ، بأى من طرق التقدير ، أو الإختبارات الحيوية ، الموضحة فيما بعد ، وذلك بعد التخلص من المواد العالقة ، أو المرتبطة بالسيتوكينينات ، وتنقيتها . وتتم التنقية من الشوائب المصاحبة ، بإستخدام ورق التفريد اللونى Paper chromatography ، أو بإستخدام الطبقات الرقيقة اللونية Thin layer chromatography ، ثم يقسم الكروماتوجرام ، إلى قطع متساوية، متطاولة ، للكشف عن السيتوكينينات ، بأى من الإختبارات الحيوية .

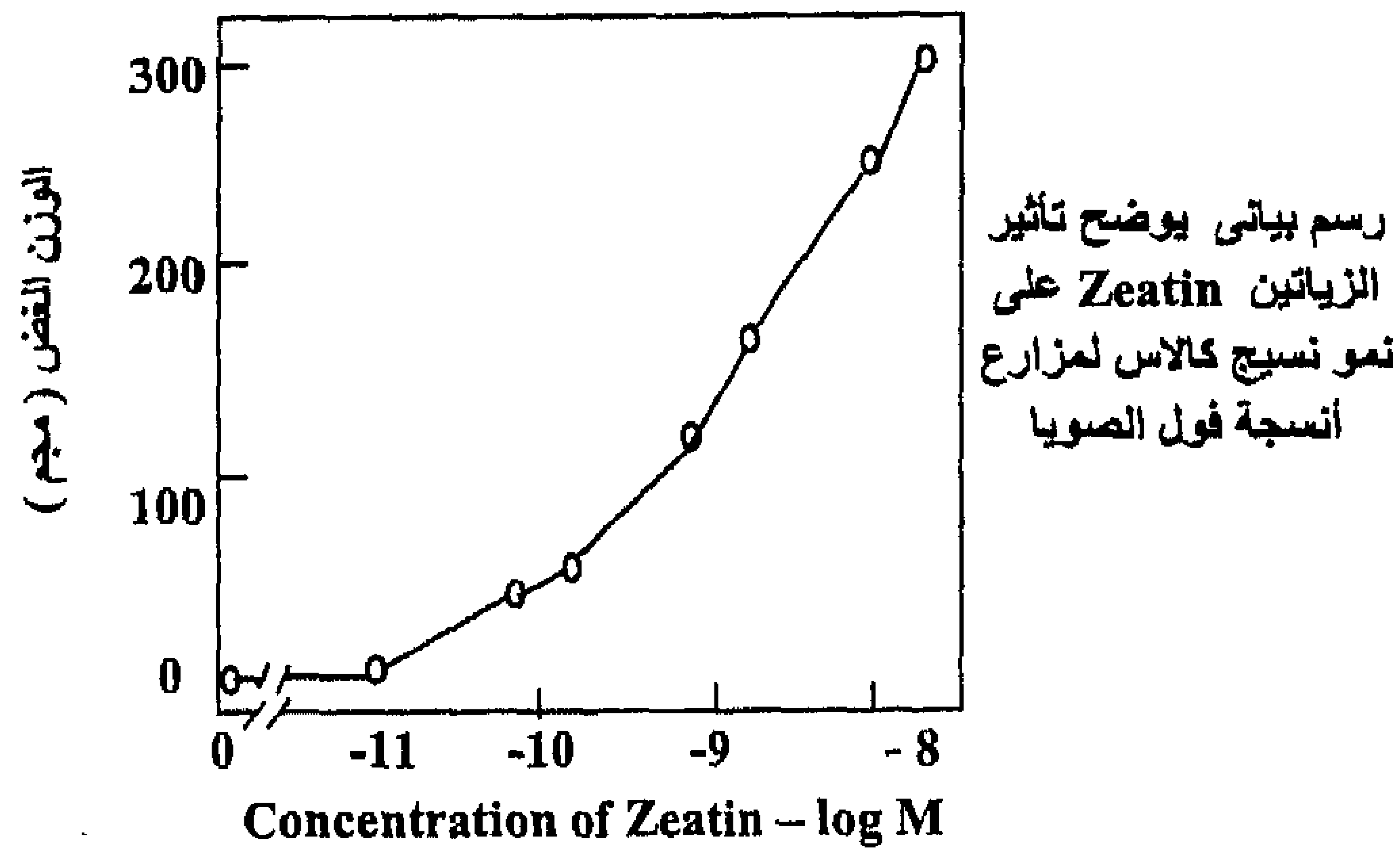
وتعتمد طرق التقدير المستخدمة ، فى السيتوكينينات ، على أثرها الفسيولوجى ، مثل : حفظ الكلورفيلات من الأكسدة ، وتأثيرها على الإنقسام الخلوى ، والإستطالة ، والنمو ، وتحفيز الإنبات .

وأهم الإختبارات ، والطرق ، المستخدمة لتقدير السيتوكينينات ، ما يلى :

أ – **الاختبارات الحيوية** : وهى تعتمد على تأثير السيتوكينينات على إسراع الإنقسام الخلوى ؛ حيث يتناسب معدل الإنقسام مع درجة تركيز السيتوكينينات ، ومنها إختبارات بإستخدام مزارع الأنسجة **وأهمها** :–

١- الإختبار الحيوى لنخاع نبات الدخان Tobacco pith bioassay (قياس عدد الخلايا) :

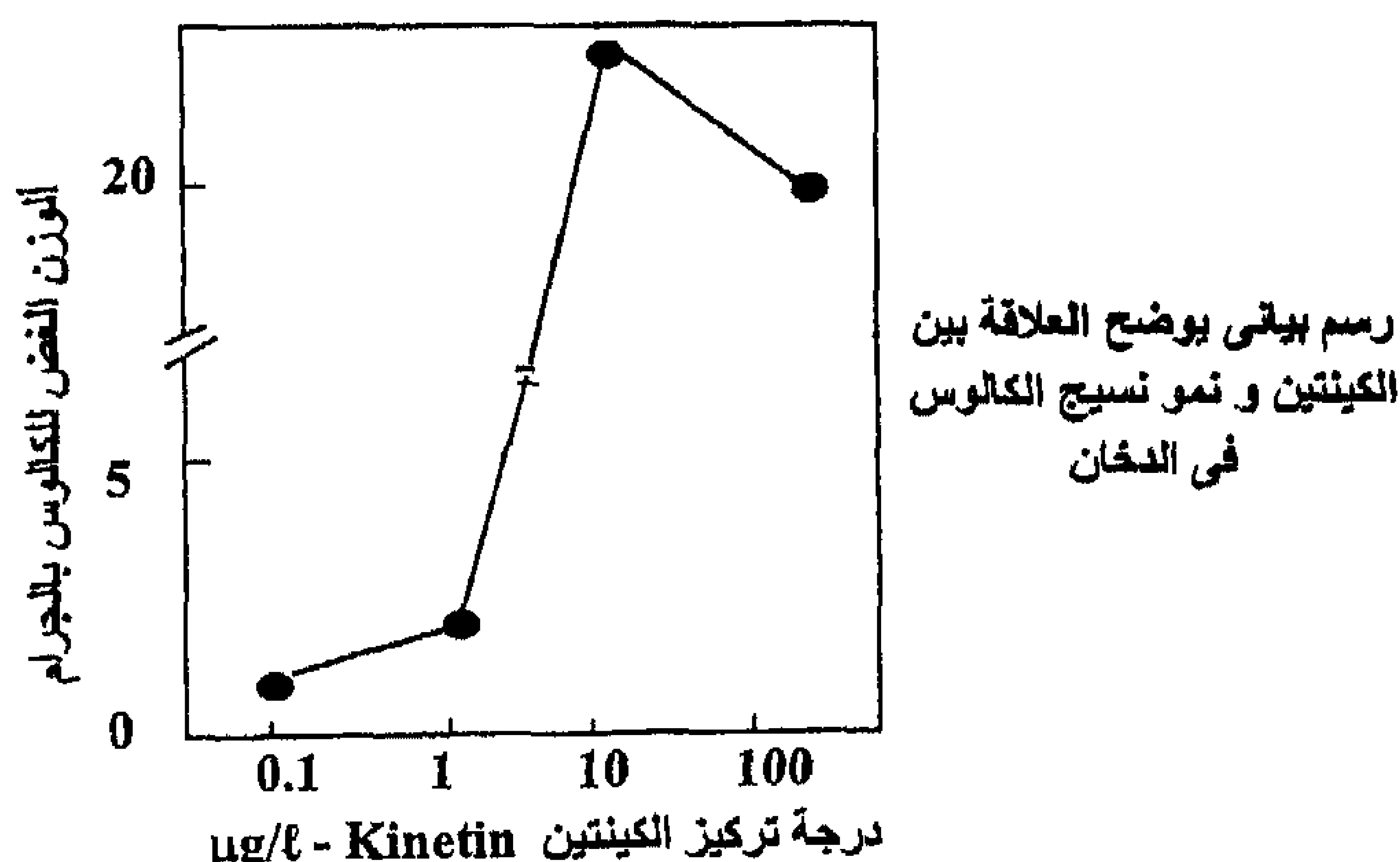
والأساس المستخدم Principle فى هذا الاختبار ، هو أثر السيتوكينين على انقسام الخلايا ، فى مزارع الأنسجة النباتية ، فقد وجد أن إضافة تركيزات من الكينيتين ، تتراوح بين 1 - 10 ميكروجرام / لتر . أو الزياتين Zeatine (10^{-11} - 10^{-8} مول / لتر) إلى مزارع الأنسجة النباتية ، لنخاع الدخان ، أو السويقات الفلقية لفول الصويا، تشجع على تكوين الكالوس . أى أن الكينتين أدى إلى الإنقسام الخلوى ، وتكوين كتلة خلوية ، يتناسب وزنها الغض ، أو الجاف ، تناسباً ، طردياً ، مع درجة تركيز السيتوكينين المضاف ، للبيئة الصناعية ، المستخدمة فى الإكثار ، وفى نفس الوقت ، يتناسب هذا الوزن تناسب طردياً ، أيضاً ، مع عمر المزرعة ، كما يوضحه الشكل :



رسم بيانى يوضح تأثير الزياتين Zeatin على نمو نسيج كالاس لمزارع أنسجة فول الصويا

وتتلخص خطوات الطريقة Procedure ، فى تجهيز بيئة معقمة ، ولتكن طبقاً لما إقترحه Murashige and Skoog (1962) ، وهى بيئة تحتوى على جميع العناصر الغذائية الكبرى ، والصغرى ، بالتركيزات الموضحة فى جداول الملحق ، إضافة إلى Myoinositol ، ومجموعة فيتامينات B (حمض النيكوتينيك وبيريدوكسين و Thiamine) ويضاف للبيئة سكروز بتركيز 3 % ، كمصدر للكربون ، وأكسين NAA بتركيز 2 ملجم / لتر . ويستخدم الآجار 1 % كمصدر لتصلب البيئة ، مع ضبط الأس الهيدروجينى على الجانب الحامضى 5.8 .

ولإجراء الإختبار ، يتم تجهيز تركيزات ، متدرجة ، من المادة السيتوكينينية ، المراد إختبارها ، فى المدى السابق الإشارة إليه ، وتقسم البيئة المجهزة إلى عدة أقسام (معاملات) يتناسب عددها مع عدد التركيزات المجهزة من المادة المراد إختبارها. ويضاف لكل معاملة التركيز المخصص لها . ثم توزع بيئة المعاملات فى قوارير خاصة (دوارق مخروطية) بمعدل 50 مل / قارورة . ولكل معاملة عدد من المكررات لا يقل عن ثلاثة ، ثم تعقم البيئة فى جهاز الأوتوكلاف ، تحت ضغط 1.027 كيلوجرام /سم٢ . لمدة 15 دقيقة . ومن جهة أخرى ، تعقم أجزاء من نخاع ساق الدخان ، لصنف معلوم مثل *Nicotina tabacum* var Wiconsin No38 ، المراد إكثاره ، ويزرع وزن معلوم (3 مجم) فى كل قارورة (مكررة) تحت جهاز تعقيم Laminar flow ، ثم تحضن فى حجرة تحضين ، تحت درجة حرارة 2 ± 25° م و إضاءة بيضاء معلومة 3000 Lux(فلورسنت) مباشرة ، ومستمرة ، لمدة 10 – 14 يوم ، حتى تنمو ، ويلاحظ بعد هذه الفترة ، تكوين الكالوس . وللوصول إلى حجم مناسب ، تغير البيئة كل أسبوعين ، تحت التعقيم ، فى كل مرة ، وفى نهاية التجربة ، يستخرج الكالوس ، ويقدرّ الوزن الغض ، ثم الجاف ، للكالوس المتكون. ويرسم العلاقة بين درجة تركيز السيتوكينين المستخدم ، والوزن الزائد ، ثم يوضح علاقة ذلك بعمر النسيج كالآتى :



رسم بيانى يوضح العلاقة بين الكينتين و نمو نسيج الكالوس فى الدخان

ويمكن إجراء التجربة لإختبار أثر درجات الحرارة ، وفترات الضوء والظلام ، وتركيز السكروز ، وغيرها ، من العوامل ، على تكوين الكالوس . كما يمكن إجراء

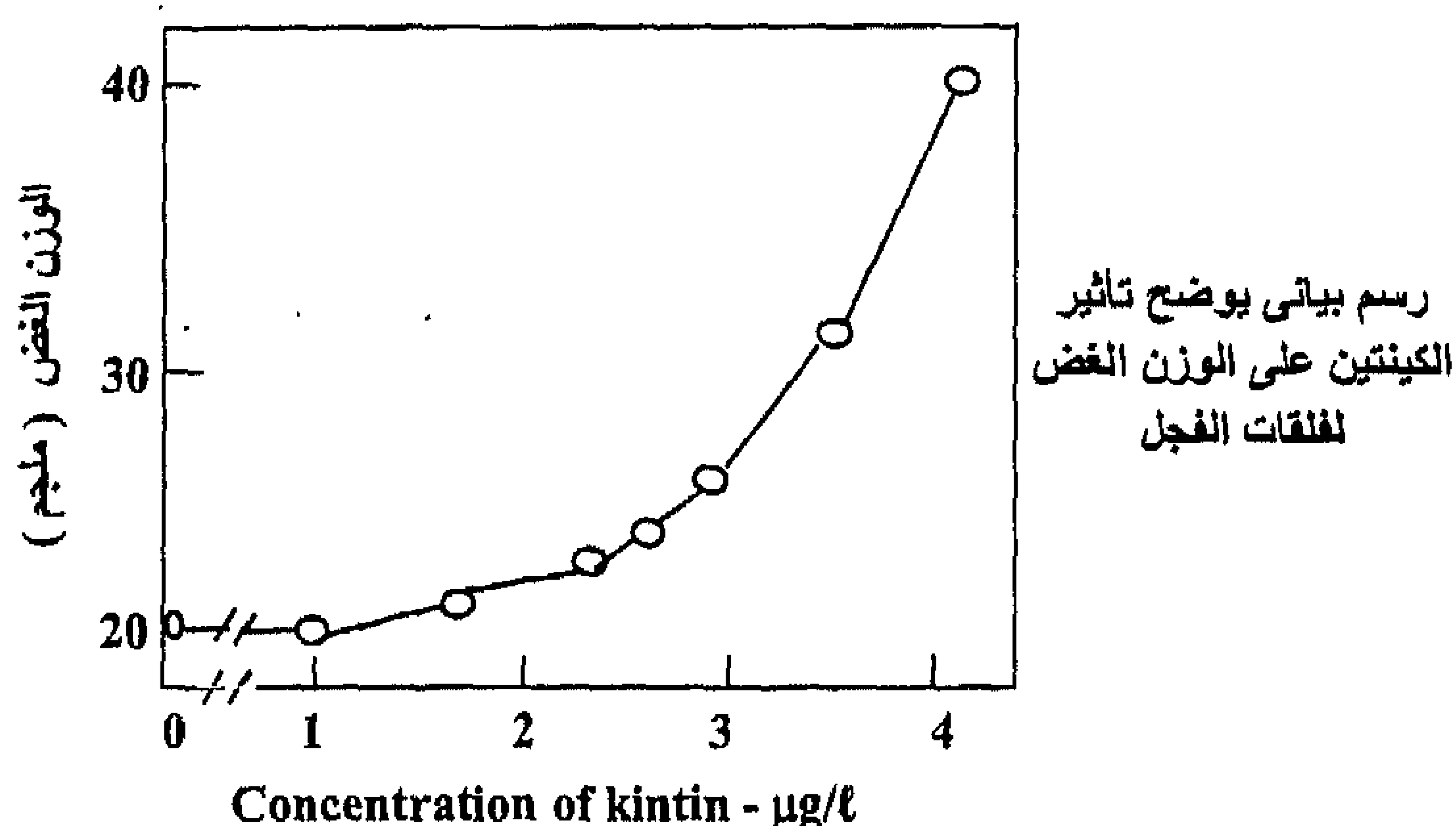
الإختبار بإستخدام السويقات الجنينية لفول الصويا ، لصنف معلوم مثل *Glycine max* var Acme ، بدلا من نخاع الدخان .

ولما كانت الزيادة فى وزن الكالوس ، فى الحالتين ، ناتجة عن إنقسام الخلايا وإستطالتها ، أى ، نموها . وأن التأثير الأول للسيتوكينينات ، هو تأثيرها على عدد الخلايا ، فيمكن الحصول على نتائج أكثر دقة ، بتفريد الكتلة الخلوية إلى مكوناتها الخلوية كيماويا ، وعد الخلايا الحقيقية العالقة بالوسط ، بدلاً من تقدير وزنها ، تحت المجهر ، لكمية معلومة ، من الخلايا البالغة ورسم العلاقة بين التركيز ، و عدد الخلايا، فى وزن معلوم من النسيج .

٢- الاختبار الحيوى بإستخدام فلقات الفجل Radish Cotyledon bioassay (قياس مساحة وحجم الفلقات):

الأساس المستخدم Principle : تعتمد الطريقة على أساس قياس مقدار الزيادة فى مسطح ، أو حجم ، فلقات بذور الفجل ، المفصولة ، عند وضعها فى تركيزات متدرجة من السيتوكينين .

فإذا أستنبتت بذور الفجل ، وفصلت الفلقات ، المتساوية فى الحجم ، ووضعت طافية ، على محاليل متدرجة من السيتوكينين ، فى أطباق بترية ، فإنها تظهر زيادة فى مساحتها ، ووزنها ، تتناسب ، طردياً ، مع درجة التركيز ، مقارنة بالماء المقطر . ويمكن إيجاد العلاقة بينهما . كما فى الشكل .



رسم بيانى يوضح تأثير الكينتين على الوزن الغض لفلقات الفجل

وهذا الإختبار بسيط ، يتميز بسهولة إجرائه ، وسرعة نتائجه ، ولكنه أقل حساسية من الإختبار السابق ؛ حيث تستجيب الفلقات للجبريلين بنفس الطريقة .

وتتلخص الطريقة Procedure في : إستنبات بذور الفجل في أطباق بتربة ، على بيئة مناسبة ، في الظلام ، وتحت درجة حرارة مناسبة (25° م) لمدة 48 ساعة . ثم تختار البادرات المتساوية ، تقريباً، في الحجم ، وتفصل الفلقات ، من محور الجنين ، وتوضع في أطباق بترى تحتوى على الماء المقطر .

ويتم تحضير تركيزات متدرجة من السيتوكينين ، أو المحلول المراد إختباره ، ويستخدم لهذا الغرض ، محلول منظم ، من فوسفات البوتاسيوم ، درجة تركيز الهيدروجين فيه 6 . ثم توضع كمية معلومة ، من كل تركيز معلوم ، في أطباق بترى، ويضاف لكل معاملة ، 8 – 10 فلقات ، متساوية المساحة ، والحجم ، تقريباً ، مع تكرار ذلك ، ثلاث مرات ، على الأقل ، لكل معاملة . ثم تترك المعاملات لمدة 3 أيام، في الضوء الأبيض المستمر ، بإستخدام لمبات فلورسنت . وترسم العلاقة بين وزن الأقراص ، في كل معاملة ، ولوغاريتم تركيز الكينيتين المستخدم .

٣- الإختبار الحيوى بإستخدام فلقات اللفت :

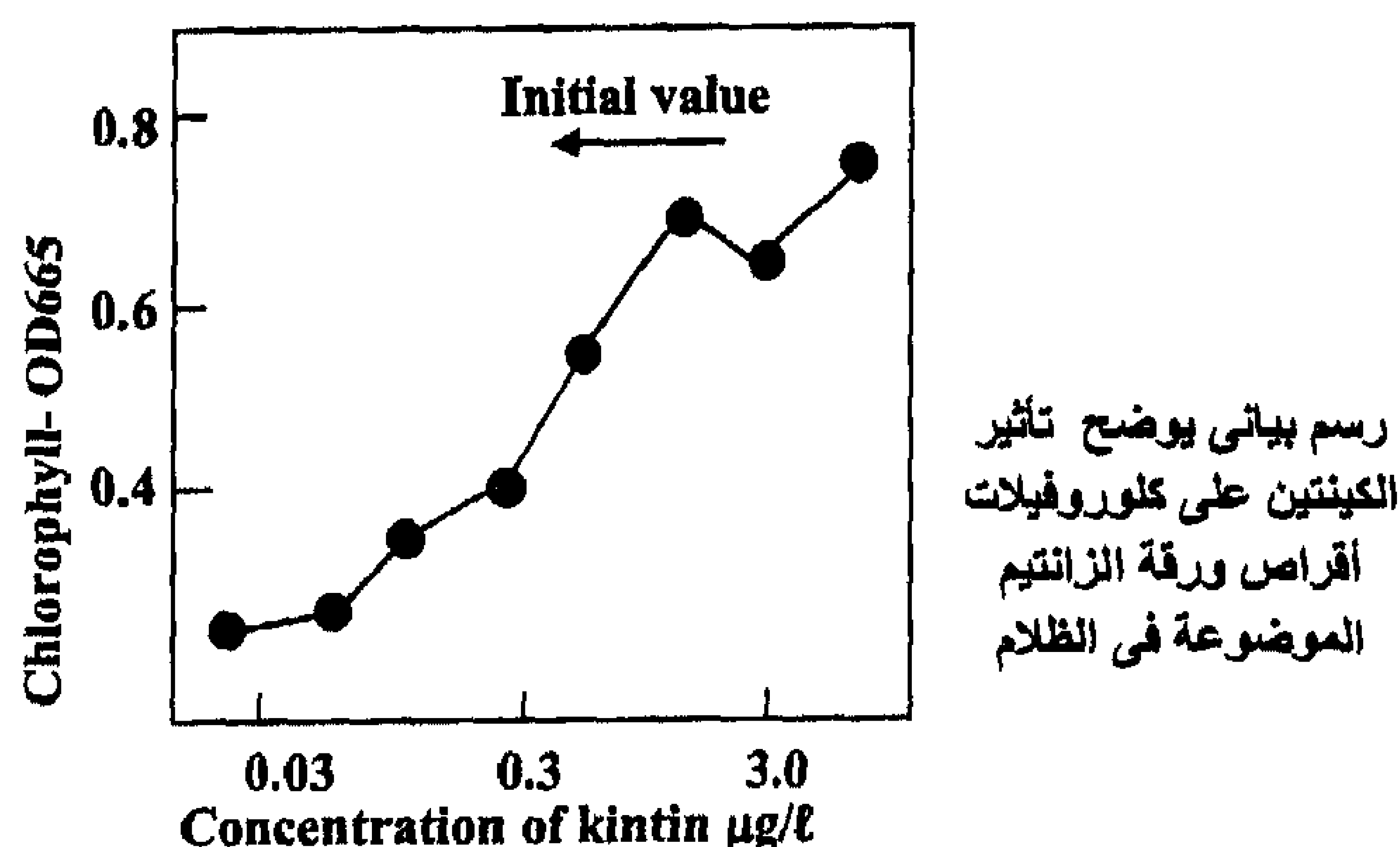
وهى شبيهة بالاختبار السابق ، حيث تنبّت بذور اللفت ، في الظلام لمدة 3 – 4 أيام ، ثم تفصل الفلقات ، وتوضع في أطباق بترى ، بها أوراق ترشيح ، مبللة بالماء ، مع إضافة كمية من محلول منظم . وتترك لمدة 3 أيام ، تحت درجة حرارة 25 ° ، في ضوء أبيض ، مع إضافة المادة المختبرة . ثم يجرى وزن الفلقات ، بعد نهاية التجربة ، ويلاحظ زيادة وزن الفلقات مع زيادة تركيز السيتوكينين .

ب- الإختبارات الحيوية التى تعتمد على قدرة السيتوكينين لحفظ الكلوروفيل ، وتأخير الشيخوخة (تقدير الكلوروفيل) .

١ - الإختبار الحيوى بإستخدام أقراص من ورقة الزانثيوم Xanthium leaf disk bioassy (تقدير الكلوروفيل) :

وهى من الطرق الفعالة ، التى يمكن بها إستخدام أجزاء نباتية مختلفة. وأساس Principle **الطريقة** يعتمد على قابلية السيتوكينينات لتأخير الشيخوخة، في

الأوراق حيث تبقى خضراء اللون ، لمدة أطول ، وذلك لحفظ الكلوروفيل من الأكسدة ، فى الأنسجة النباتية . ويصاحب ذلك ، عادة ، بإنعدام إنحلال الحمض النووى الريبوزى RNA ، والبروتينات ، أو تأخير تحللها . وقد وجد أن درجة تركيز الكلوروفيل ، المتبقية فى الأوراق ، تتناسب ، طردياً ، مع لوغاريتم درجة تركيز السيتوكينين المستخدم ، كما فى الشكل .



رسم بيانى يوضح تأثير الكينتين على كلوروفيلات أقراص ورقة الزانثيم الموضوعة فى الظلام

وتتلخص خطوات عمل الطريقة Procedure فى : إستنبات بذور الزانثيوم Xanthium ، حتى وصول البادرة لحجم مناسب . ثم تنزع الأوراق ، وتغمر أعناقها فى كأس زجاجى ، يحتوى على الماء المقطر ، وتترك لمدة 3 – 4 يوم ، فى مكان مظلم . ثم تحضر تركيزات ، متدرجة ، من السيتوكينين ، أو محلول المادة الكينينية المراد إختبارها . ويوضع قدر مناسب ، من هذه المحاليل ، المتدرجة ، فى أطباق بترية Perti dishs ، تحتوى على ورق ترشيح . ويكرر عدد الأطباق ، بعدد المكررات المطلوبة ، بحيث لا تقل عن ثلاثة ، لكل معاملة ، مع الترقيم . وتجهز أقراص من نصل الورقة ، بإستخدام ثاقب الفلين ، بشرط أن تكون الأجزاء النصلية من المواقع التى بين العروق. وتوضع كل 4 – 5 أقراص ، بوضعها الطبيعى ، فى كل طبق بترى ؛ أى يقع السطح السفلى ، للنصل ، تجاه ورقة الترشيح ، وتحضن الأطباق البترية ، فى الظلام ، لمدة 2 – 3 أيام ، على درجة حرارة 25 ° م. ويستخلص الكلوروفيل ، من الأقراص ، بعد انتهاء مدة التجربة ، بغليها فى كحول الإيثايل 80 % ، وينقل المستخلص ، كمياً ، إلى دوارق معيارية 50 ml أو 100 ml ،

ويقدر تركيز الكلوروفيل ، بإستخدام جهاز مقياس كثافة اللون ، عند طول موجة 660 نانومتر . ونرسم العلاقة بين تركيز الكلوروفيل ، ولوغاريتم تركيز السيتوكينين المستخدم ، ويلاحظ أنها علاقة خطية .

٢- الإختبار الحيوى بإستخدام أوراق الدخان

وفيه توضع أوراق الدخان فى أحواض زجاجية صغيرة (20 × 30) ، مبطنة بأوراق ترشيح ، منداة بالماء ، للمحافظة على درجة مناسبة من الرطوبة ، وتغطى هذه الأوراق ، بغطاء من الزجاج ، وتحفظ تحت ضوء مباشر . ثم تعامل هذه الأوراق ، برشها ، بمحلول المعاملة (المحتوى على السيتوكينين) وتترك لمدة يومين ، فيتجمع الكلوروفيل ، ويزداد تركيزه ، مع إرتفاع كمية السيتوكينين ، حيث يقدر كما سبق .

٣- الإختبار الحيوى باستخدام أوراق اللفت :

ويتم التقدير بنفس الطريقة السابقة ، إلا أن حساسية هذه الطريقة ، ليست بنفس حساسية الطريقة السابقة .

هذا . . ويمكن تقدير السيتوكينينات ، كمياً ، من مستخلصاتها السابقة ، بإستخدام جهاز Gas liquid chromatography ، أو بجهاز قياس طيف الكتلة mass spectrum مباشرة ، كبديل عن الإختبارات الحيوية .

الفصل السادس والعشرون

الأدوار الفسيولوجية للسيتوكينينات

Physiological Roles of Cytokinins

- كمون البذرة .
- سكون البراعم .
- إنقسام الخلية .
- إستطالة الخلية .
- تطور البلاستيدة .
- زيادة البروتينات والأحماض النووية .
- زيادة إمتصاص العناصر وإنتقالها .
- تكشف وتكوين الجذور العرضية والبراعم .
- التزهير والنسبة الجنسية .
- تطور وتمايز الثمار والبذور .
- حركة وإنتقال نواتج التحول الغذائي .
- السيادة القمية .
- تأخير الشيخوخة فى الأوراق .
- النشاط الإنزيمي .

الفصل السادس والعشرون

الأدوار الفسيولوجية للسيتوكينينات

Physiological Roles of cytokinins

١- كمون البذرة Seed Dormancy

سبق أن ذكرنا أن الكمون نوعان : أولى ، وهو توقف النمو الظاهرى للبذرة ، عند الحد الأدنى ، بعد الحصاد مباشرة ، ويرجع إلى عدة عوامل داخلية . وكمون ثانوى ، ويعنى فقد البذرة لحيويتها ، وقدرتها على الإنبات ، إذا تركت بعد الحصاد ، لفترة ما ، أو تغيّرت الظروف البيئية الملائمة للإنبات . كما سبق أن ذكرنا ، أن أهم أسباب الكمون الأولى هو الكمون الراجع إلى غطاء البذرة ، والكمون المورفولوجى ، ذلك الراجع إلى كمون الجنين نفسه ، أو وجود مثبطات الإنبات ، وإنخفاض تركيز المواد المنشطة ، والذى يعرف بالكمون الكيماوى ، إضافة إلى الكمون الفسيولوجى الراجع إلى عوامل داخلية ، ذات العلاقة بالإتزان الهرمونى .

ولعل أهم التأثيرات الفسيولوجية للسيتوكينينات ، هو كسر كمون البذرة ، لكثير من الأنواع النباتية ، وزيادة نسبة إنباتها . فقد وجد أن السيتوكينين ، يمكن أن يحل محل أثر الضوء ، إذا كان ضرورياً ، أو لازماً ، للإنبات ، مثل إنبات بذور الدخان ، والقرنفل الأبيض ، و بذور الخس صنف Grand rapids الحساس ضوئياً ، وغيرهم من البذور .

فمن المعروف ، أن هذه الأنواع النباتية ، تحتاج لإنبات بذورها ، إلى وجود الضوء ، وخاصة الأطياف الضوئية الحمراء عند 660 نانومتر ، إضافة إلى العوامل البيئية الاخرى ؛ من درجة حرارة ، ورطوبة ، وهواء . وقد وجد أنه يمكن إستبدال الحاجة للضوء الأحمر ، بالكينيتين ، أى يمكن إنبات مثل هذه البذور ، فى الظلام ، دون الحاجة للضوء ، عند معاملتها بالكينتين .

وإذا ما عوملت هذه البذور، الحساسة ضوئياً ، بالكينتين ، وتم إنباتها ، تحت الظروف الملائمة ، فى وجود الضوء الأحمر ، يلاحظ إرتفاع نسبة الإنبات بدرجة أكبر ، عن أى من المعاملات منفردة . ويرجع التأثير الإضافى additive effect للكينتين إلى أهميته فى إستطالة ، وزيادة حجم ، خلايا أجنة ، مثل هذه البذور ، وزيادة تشربها ، وإمتصاصها للماء ، فيزيد حجم الجنين ، بدرجة أكبر ، من حجم القصرة ، فتتمزق الأخيرة ، فاتحة المجال أمام الجنين ، للنمو . إلا أن ميكانيكية ، أو آلية عمل السيتوكينين ، فى ذلك ، غير معروفة على وجه الدقة .

وقد أستغلت هذه الظاهرة ، فى كسر كمون كثير من البذور النباتية ، وخاصة بذور النباتات المتطفلة ؛ مثل : الهالوك ، والحامول والـ Striga ، وغيرهم . ففى الأحوال الطبيعية ، لا تنبت بذور Striga ، إلا إذا إتصلت بجذور العائل النباتى . وتبدو العلاقة بين الطفيل والعائل ، وأنها تكافلية ، حيث تفرز جذور النبات العائل مادة هرمونية ، يعتقد أنها السيتوكينين ، ويعمل الأخير على تنبيه بذور الطفيل ، وكسر طور الكمون به ، فتنبت ، وتنشأ العلاقة التكافلية . وقد تم محاكاة مثل هذه الظروف الطبيعية ، بإستخدام السيتوكينينات الصناعية ، مثل : الكينيتين ، والبنزيل أدنين ، وكذا المستخلصات الطبيعية ، للنباتات العائل ، فى الإسراع من إنبات بذور النباتات الطفيلية، قبل زراعة عوائلها .

ومن الجدير بالملاحظة ، أن الكينيتين ، يمكن أن يعالج أثر كمون البذرة ، الراجع إلى صلابة القصرة ، فثمرة نبات Xantheum ، تحتوى على بذرتين ، غير متساويتين ، فى الحجم ، السفلى أكبر حجما من العليا ، وعند الإنبات تنبت البذرة السفلى، و تبقى العليا كامنة . ويرجع الكمون فيها إلى صلابة قصرتها ، بدرجة لا تسمح بنفاذ الأوكسجين إلى الجنين ، علاوة على وجود مثبطات نمو ، فى أنسجة الجنين نفسه . وقد وجد أن المعاملة بالكينيتين ، لمثل هذه البذور ، تدفعها للإنبات ؛ حيث يتغلب الكينيتين على كلا النوعين من الكمون (كمون القصرة ، ووجود مثبطات الإنبات فى أنسجة الجنين) .

كما وجد أن الكينيتين يمكنه تعويض متطلبات البذور ، التى تحتاج إلى فترة ما بعد النضج Over ripening ، كما فى معظم بذور النباتات البرية ، ويصاحب ذلك، عادة ، زيادة فى نسبة الأحماض النووية و البروتينات .

٢- سكون البرعم Quiesceuce (طور الراحة Rest stage)

قد تتوقف براعم بعض النباتات عن التكشف ، والنمو ، لأسباب ذات علاقة بتباين الظروف البيئية لغير صالح النمو ، ويطلق على هذه البراعم ، فى هذه الحالة ، بأنها براعم ساكنة ، كما فى معظم نباتات المناطق المعتدلة . وقد لا تتكشف البراعم ، رغم توافر الظروف البيئية المناسبة ، إلا بعد مرور فترة زمنية ما . ويطلق على هذه البراعم ، أنها فى طور الراحة ، كما فى درنات البطاطس الحديثة . وقد تنمو بعض الأعضاء النباتية ، دون غيرها من الأعضاء ، على ذات النبات ، مثل نمو البرعم الطرفى ، حاجباً النمو عن البراعم الجانبية ، بعيداً عن ظاهرة السيادة القمية . والبراعم الجانبية ، فى هذه الحالة ، هى براعم فى طور الراحة ، أيضاً .

ويمكن كسر طور الراحة ، فى مثل هذه البراعم ، بوسائل صناعية عديدة ، منها إستخدام الكينيتين ، فقد وجد أن الكينيتين يمكنه تعويض إحتياجات البرودة اللازمة للبراعم الشتوية ، فى أشجار الخوخ ، والتفاح ، والبرقوق . كما أمكن إستخدام السيتوكينيتين لخفض تركيز حمض الأبسبسيك ABA ، فى براعم درنات البطاطس وكسر سكونها .

٣- انقسام الخلية Cell division

وهو أهم تأثيرات السيتوكينينات ، وإشتق من إسمها . فمركبات السيتوكينيتات تقوم بدور رئيسى فى تحفيز إنقسام الخلايا ، وبدونها لا يمكن أن يتم نجاح الأنسجة المفصولة ، فى مزارع الأنسجة ، فقد ثبت وجود أحد هذه المركبات وهو 6 Furfuryl amino purine ضمن الأحماض النووية ، فى مناطق النمو والنشاط ، وعن طريقها يتم تنشيط ، وتحفيز ، إنقسام خلايا المرستيم البينى . وقد لوحظ أن مركبات السيتوكينين ، تعمل بالإشتراك مع الأوكسينات ، فى مزارع الأنسجة . وليس لأى منها، منفرداً دون غيره ، التأثير على نجاح الإكثار الدقيق Micropropagation ، بهذه المزارع ، رغم وجود زيادة محدودة فى إستطالة الخلايا فقط ، دون إنقسامها . أما

التأثير المشترك لهما معاً ، فهو ضروري لإنقسام الخلايا ، وإستطالتها . ويتناسب ذلك ، طردياً ، مع تركيز السيتوكينين المضاف ، حالة وجود الأوكسين ، أى بشرط ألا يكون الأوكسين ، عامل محدد . فالتفاعل بين الستوكينين والأوكسين ، هو المسئول ، غالباً ، عن إنقسام الخلايا ، في المرستيمات القمية ، والجانبية ، والبينية ، في النباتات الكاملة . وهناك إحتمال لتأثيرهما على إنقسام وإستطالة بعض خلايا الأنسجة المستديمة ، أو دفعها لإستعادة قدرتها على الإنقسام ، مثل دفع الخلايا البارنكمية لإستعادة قدرتها على الإنقسام ، في منطقة القشرة والنخاع . وتشير بعض الأبحاث إلى أهميتها ، أيضا ، في إنقسام خلايا الكائنات الدقيقة ، مثل الفطريات ، والبكتريا ، والحيوانات وحيدة الخلية . ومن الملاحظ أن آلية ، أو ميكانيكية ، عمل السيتوكينينات ، غير معروفة تماماً . وبالرغم من ذلك فإن هناك . إعتقاد بتأثيرها على تحفيز تخليق الأحماض النووية DNA ، mRNA ، RNA ، وكذا الأوكسينات . وهو ما يقلل أثر التفاعل المشترك بينهما ؛ أى بين الأوكسين والسيتوكينين ، في الإنقسام الخلوى .

وعلى العموم يمكن أن نقول ، أن تأثير السيتوكينين ، فى تشجيع الإنقسام الخلوى فى الخلية ، ينشأ عنه التأثيرات الآتية :

أ- تحفيز تخليق الأوكسينات . ب- تحفيز تكوين الكالوس ، في مزارع الأنسجة، والأعضاء المفصولة ، المستخدمة في التكاثر الخضرى ، explants . جـ- تحفيز تكوين الجذور العرضية ، على العقل الخضرية . د - كسر السيادة القمية ، وتشجيع تكوين التفريغ الجانبى . هـ- تحفيز تخليق الأحماض النووية ، والبروتينات . و - تشجيع عقد الثمار وزيادة إنتاج المحصول . ز-تحفيز تكوين الثمار بكريا ، مما يزيد من قيمة المحصول الإقتصادية . ح - كسر كمون البذور ، وسكون البراعم ، والتغلب على طور الراحة ، وتحفيز التكشف .

٤- إستطالة الخلية Cell Enlargement

يبدو أن تأثير السيتوكينين يتجاوز تأثيره على إنقسام الخلايا إلى إستطالتها، ونموها أيضاً ، فقد وجد عند معاملة أوراق النباتات الشاحبة ظلامياً Etiolated بالسيتوكينين ، والتى تبدو رفيعة ، ورقيقة ، وطويلة ، ملتفة ، خالية من الأنسجة الدعامية ، صفراء باهته اللون ، تستعيد لونها الأخضر ، وتصبح منبسطة ، وتأخذ

شكلها ، ووضعها ، الطبيعي ، على النبات الأم ، تماما ، مثل اعادتها للضوء ؛ أى أن السيتوكينين يمكنه أن يحل محل الضوء ، فى تأثيره . كما وجد أن وضع أقراص ورقية ، مأخوذة من أوراق كاملة التمدد ، أو وضع أوراق فلقية للفجل ، فى محلول من السيتوكينين ، لمدة 1 – 2 يوم ، يزداد نشاطها ، وحيويتها ، وتستطيل ، بشكل منتظم .

ومما يؤيد أهمية السيتوكينين فى إستطالة الخلايا ، هو فشل نمو أوراق ، وفلقات البادرات ، إذا تم فصل قمة جذورها ، وهى المراكز الرئيسية النشطة لتخليق السيتوكينين ، كما يعتقد . ويمكن لهذه البادرات إستعادة النمو مرة أخرى ، إذا تم تعويض السيتوكينين ، بإضافته من الخارج .

و على عكس الجبريلينات ، والأوكسينات ، التى تسبب النمو ، والإستطالة فى اتجاه المحور الطويل للنبات ، يكون فعل السيتوكينينات . فقد وجد أن إضافتها ، من الخارج تثبط النمو الطولى للساق والجذر ، وتنشط النمو القطرى فى هذه الأعضاء .

٥– تطور البلاستيدات Development of plastids

أوضحت تجارب عديدة ، أن معاملة أوراق النباتات بالسيتوكينين ، تؤدى إلى تراكم وتجميع الكلوروفيل ، فى المساحة المعاملة . وقد حاول البعض تفسير تأثير السيتوكينين فى هذه الحالة ، وهل هو راجع لأثر السيتوكينين فى تحفيز تخليق الكلوروفيل ، أم أثره فى تمييز وتطور البلاستيدة الخضراء وزيادة عددها .

ففى تجارب مزارع الأنسجة ، لوحظ فشل نسيج كالوس نخاع الدخان فى تكوين بلاستيدات خضراء ، فى الضوء الظلام ، على حد سواء ، فعلى الرغم من تخليق بلاستيدات أولية ، فى هذا النسيج ، إلا أنها فشلت فى التمييز ، والتطور ، إلى بلاستيدات خضراء . وقد وجد أن إضافة السيتوكينين ، إلى بيئة المزرعة ، إستطاعت البلاستيدات الأولية أن تتمايز ، إلى بلاستيدات خضراء ، فى الضوء ، أما فى الظلام ، فقد تكونت بلاستيدات ، أيضا ، ولكنها خالية من البذيرات grana . فهل للسيتوكينين أهمية فى تخليق الكلوروفيلات ، أم تمايز البلاستيدات الأولية ، إلى بلاستيدات خضراء ؟ وماهية الآلية التى يعمل بها السيتوكينين ؟ لعل الدراسات الجارية توجد إجابة شافية ؟!!!

٦- زيادة البروتينات والأحماض النووية

أوضحت كثير من التجارب ، أن معاملة الأجزاء النباتية بالسيتوكينين ، تسبب زيادة فى كل من البروتينات ، والأحماض النووية ، وربما كان هذا هو أهم الأسباب التى يفسر بها علاقة السيتوكينين بعملية إنقسام الخلايا . ويؤثر السيتوكينين ، كذلك ، على تكوين ونشاط بعض الإنزيمات المتخصصة ، مثل : زيادة نشاط الإنزيم الخاص بتكوين الجذور ، فى أجنة الشعير النباتية (Triamino methylphenase). وكذلك إنزيم Protease – isocitratelyase فى بذور الكوسة النابتة ، وهذا التأثير يكون من خلال الجين الخاص بإنتاج الإنزيم ، وليس تنشيطاً للإنزيم نفسه . كما وجد أن المعاملة بالسيتوكينين تؤدى إلى تجمع الأحماض الأمينية فى النسيج المعامل .

٧- زيادة إمتصاص العناصر وإنتقالها

ثبت أن الكينينات تزيد من قدرة النبات على إمتصاص عناصر البوتاسيوم ، والصوديوم ، كما تتحكم فى إنتقال وتوزيع العناصر الغذائية المختلفة بين الأنسجة النباتية فى أعضاء النبات المختلفة ، وقد أستغلت هذه الظاهرة ، فى إمكانية دفع النبات لتحمل الملوحة ، والجفاف . وقد عزى البعض تأثير السيتوكينين على إمتصاص العناصر المعدنية ، إلى تأثيره على الأحماض النووية ، أو من خلالها .

٨- تكشف وتكوين الجذور العرضية والبراعم Root formation and bud differentiation

أوضح Miller and Skoog (1957) ، أن التفاعل بين الأوكسين والسيتوكسينين ، والنسبة بينهما ، عاملان محددان ، فى نشأة الجذور العرضية ، مثل تكوين الجذور على أوراق السرخس Mareslia ، وتكشف البراعم العرضية ، مثل : البراعم الورقية ، على حافة ورقة البيجونيا ، والبراعم الجذرية على جذور العليق والحزازيات . وإعتمد فى إقتراحه على التجربة السابق الإشارة إليها ، فى مزارع الأنسجة ، التى إستخدم فيها نخاع الدخان ، حيث فشلت هذه المزارع لتكوين الكالوس، بدون وجود السيتوكينين والأوكسين بنسبة 1 : 10 . وإذا زادت نسبة الأوكسين إلى السيتوكينين عن هذه النسبة ، بزيادة الأوكسين ، أو بخفض السيتوكينين ، لا تتمايز

خلايا النسيج إلى نبيتات Plantlets ، وتصبح خلايا الكالوس غير منتظمة الشكل ، مع تكوين عدد محدود جداً ، من الجذور .

وقد وجد أن الإتزان بين نسبة الأوكسين والسيتوكينين فى البيئة المغذية ، أدى إلى تكوين عدد كبير من البراعم الخضرية Shooting ، تطورت ، مع مدة التحضين، تدريجياً ، إلى نبيتات Plantlets . وعلى ذلك ، يتحكم فى تكشف الجذور، والبراعم ، التفاعل الكمى ، المتوازن ، للأوكسين والستوكينين . وقد أستغلت هذه الظاهرة ، فى مزارع الأنسجة ، لإكثار عدد كبير من أعضاء النباتات المختلفة ، مع إجراء العديد من التجارب ، لتحديد النسب المتوازنة بين الأوكسين والسيتوكينين المستخدم ، لكل نبات .

٩- التزهير والنسبة الجنسية Flowering and sex ratio

بالرغم من عدم إثبات أهمية مستوى الهرمونات الداخلية ، كأحد العوامل المحددة للتزهير ، إلا أن بعض نتائج البحوث ، أوضحت أن معاملة بعض نباتات النهار القصير ، مثل *Waltia microscopica* و *Lemna paticicastata* بالكينيتن ، دفعت للتزهير ، تحت ظروف النهار الطويل . ولا يمكن إعتبار هذه الحالات الفردية، دليلاً قوياً على أهمية السيتوكينينات كوسيلة للتزهير ، أو لتحويل البراعم الخضرية إلى زهرية .

ويرى البعض ، أن تأثير السيتوكينين فى التزهير ، ينحصر ، فقط ، فى تغيير النسبة الجنسية Sex expression ، لصالح زيادة الأزهار المؤنثة على حساب الأزهار المذكرة . ففى التجارب التى أجريت على العنب ، وجد أن إضافة السيتوكينين ، الخارجى ، تعمل على تحويل الأزهار المذكرة إلى أزهار خنثى ؛ حيث يشجع تطور المبيض وتكشفه ، كما وجد أن بعض العناقيد المذكرة ، قد تحولت إلى عناقيد ثنائية الجنس ، وهو ما يمكن التكهن معه فى زيادة الأزهار المؤنثة .

١٠ - تطوير وتمايز الثمار والبذور Development of fruits and seeds

وجد أن معاملة النبات (قطن – تفاح – موز وغيرهم) بعد الإزهار والتلقيح ، بمركبات السيتوكينينات ، تؤدى إلى تحسين الثمار والبذور المتكونة ، ويرجع السبب فى ذلك ، إلى تأثيره على تحفيز إنقسام خلايا المبيض ، وإستطالتها ، خلال الأطوار

المبكرة لنموها ، وتمايزها . وقد أيدّ هذا الإقتراح إرتفاع مستوى السيتوكينينات فى خلايا ، وأنسجة المبيض ، إلى الحد الأقصى ، عند تمام الإنقسام الخلوى ، فى الثمار المتصلة . أما الثمار المفصولة ، فهى تفشل فى الإنقسام والنمو ، ولكنها تعاود نموها، إذا عوملت بالسيتوكينين الخارجى .

وتتباين الآراء حول مصدر السيتوكينين ، الداخلى ، اللازم لتطوير وتمايز الثمار ، والبذور . فيرى البعض ، إنتقالها من الجذور ، وهى المركز الرئيسى لإنتاج السيتوكينين ، كما يعتقد . بينما يرى آخرون ، أنه لا داعى لهذا الإنتقال نظراً لتخليق السيتوكينينات اللازمة لهذه العملية ، فى أنسجة الثمار والبذور ، ودليلهم فى ذلك ، إمكانية تطور وتمايز الثمار ، والبذور ، فى الطماطم ، عند قطع ، وإنفصال ، المجموع الجذرى ، عن النبات الأم .

وتتضح أهمية السيتوكينات ، فى التحكم فى النمو المبكر ، لأنسجة الجنين ، فى الثمار والبذور ، من تجارب مزارع الأنسجة . فعند تنمية الأجنة ، المفصولة ، للعديد من النباتات ، فى بيئة صناعية MS (Murashige and Skoog) خالية من السيتوكينين ، أو أحد مركباته ، تفشل تماماً ، هذه الأجنة فى الإنقسام ، والإستطالة ، وتكوين الكالوس ، بينما يشجع إضافة السيتوكينين ، أو أحد مصادره (مستخلصات جوز الهند الإندوسبرمية أوالخميرة) من النمو المبكر ، لأنسجة الأجنة المفصولة ، مع تمايز الكالوس الجنينى مبكراً .

١٠- حركة وإنتقال نواتج التحول الغذائى

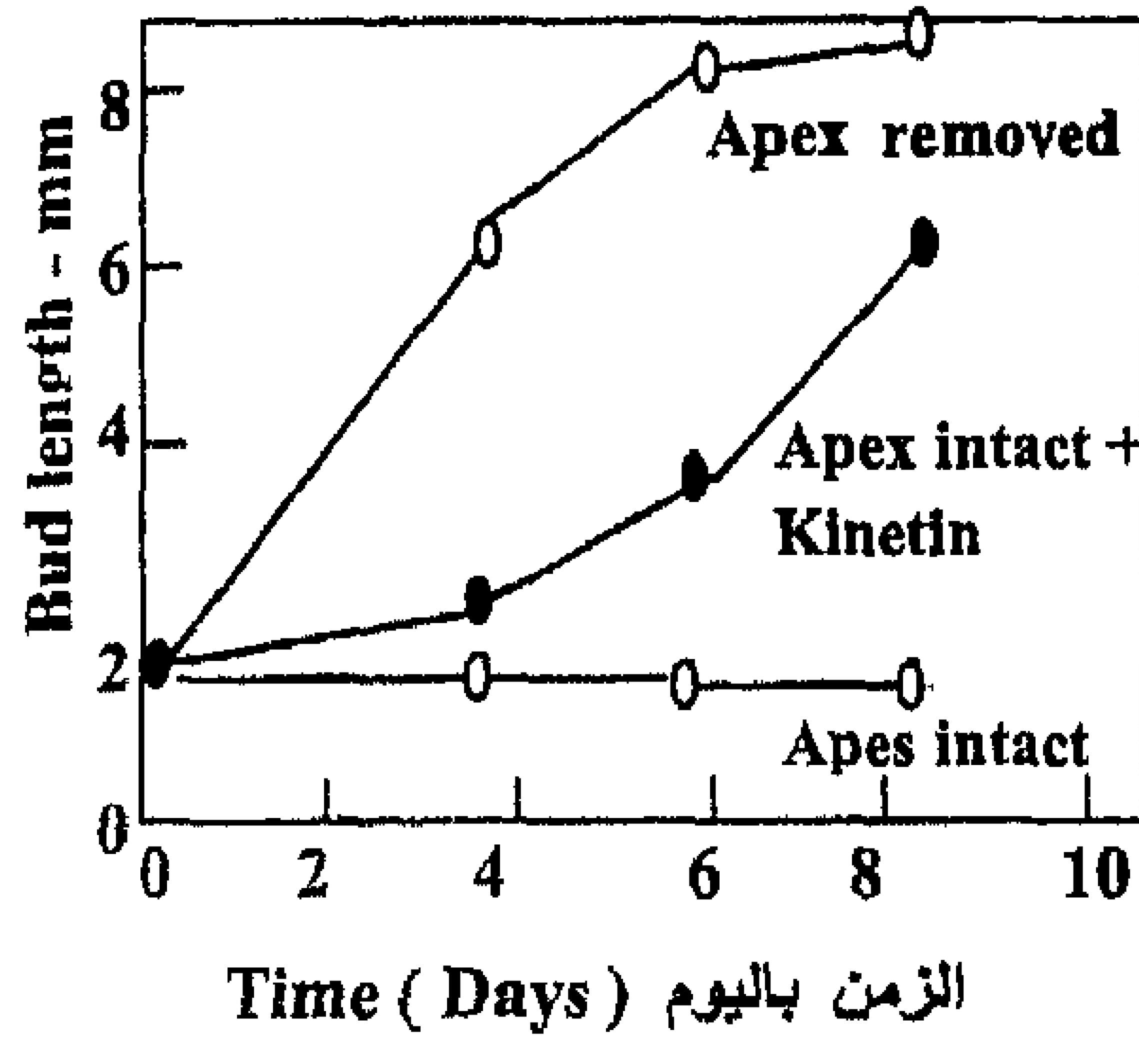
يتحكم السيتوكينين فى إتجاه حركة نواتج التحول الغذائى ، فى اللحاء ، لصالح تجميعها فى الخلايا ، والأنسجة النباتية ، المتكونة حديثاً ، وخاصة الثمار والبذور . وفى حالة الإصابة بالأمراض ، تعيد السيتوكينات إتجاه إنتقال المواد الأيضية العضوية ، والمعدنية ، إلى مكان الإصابة بالمرض ، كوسيلة دفاعية ، ضد الإصابة بالمرض . وقد أستغلت هذه الخاصية ، فى تقديم إقتراحاً يفيد بإفراز النبات المصاب للسيتوكينات . وقد يكون مصدر الإفراز هو خلية الكائن الممرض نفسه ، أو العائل ، أو كلاهما ؛ العائل والطفيل . فإذا كان إفراز الطفيل للسيتوكينين أكبر من الكمية المفرزة من العائل ، إنتقلت نواتج التحول الغذائى لمكان المرض ، وهو ما يترتب عليه نمو العائل،

بدرجة كبيرة . ويؤيد هذا الإقتراح أن أوراق الفاصوليا المصابة بالصدأ ، تحتوى على تركيز من السيتوكينينات أكبر منه فى الأوراق الغير مصابة . ويبدو أن جراثيم الفطرة المسببة للبقع المصفرة ، على الأوراق ، هى المسئولة عن تخليق السيتوكينينات ، وما يصحبه من إنتقال لنواتج التحول الغذائى .

١١- السيادة القمية Apical dominace

سبق أن ذكرنا أن السيادة القمية ، تعنى أن البرعم القمى ، يمنع من نمو وتكشف البراعم الإبطية دونه فى الترتيب . وقد تكون السيادة القمية واضحة جلية ، كما فى عباد الشمس ، والبسلة ، وغيرهما ، وقد تكون ضعيفة واهية ، كما فى الطماطم ، والبطاطس ، وغيرهما .

وأكثر الإجتهادات التفسيرية قبولاً لتفسير السيادة القمية ، هو التضاد فى التأثير بين السيتوكينين والأوكسين حيث يضاد أثر السيتوكينين ، أثر الأوكسين ، فى السيادة القمية ، للبراعم الطرفية، على حساب البراعم الجانبية ، فقد وجد أن إضافة السيتوكينات ، تشجع من التفريع الجانبى ، أى أنها تلغى تماما ، أو جزئياً ، من فعالية السيادة القمية ، فى النباتات المتصلة ، ويبدو أن ذلك يرجع إلى زيادة تركيز السيتوكينين ، عن مستواه الطبيعى ، داخل النبات ، وهو ما يؤدى إلى تثبيط تخليق الأوكسينات ، فى البراعم الطرفية . وقد تأكد ذلك ، من معاملة الساق المقطوعة القمة بالأوكسين ، حيث يمكن إنعكاس تأثيره ، بإستخدام السيتوكينين . كما تأكد ، أيضا ، من فصل Iso pentyl adenine من العائل الممرض *Corynebactreium fascians* المسبب لفقدان ظاهرة السيادة القمية ، وظهور التفريع الجانبى بشكل المقشة Witches broom فى كثير من النباتات .



ويوضح الرسم التخطيطى ، أمامه تأثير إضافة الكينتين على خفض فعالية السيادة القمية ، وتنشيط التفريغ الجانبى فى البسلة ، عند إزالة قمتها أو بدون .

ويرجع التأثير المنشط للسيتوكينين ، على التفريغ ، إلى أثره فى تحسين الإتصال الوعائى ، بين البراعم الجانبية ، والساق الأصلية ، وتشجيع تكشف عناصر الخشب ، واللحاء الرابطة بين البراعم الجانبية والساق الأصلى ، مما ييسر إنتقال نواتج التحول الغذائى ، من جهة ، والماء والأملاح المعدنية ، من جهة أخرى ، إلى البراعم الجانبية ، محفزاً إياها إلى النمو والنشاط .

١٢- تأخير الشيخوخة فى الأوراق Delay of leaf senescences

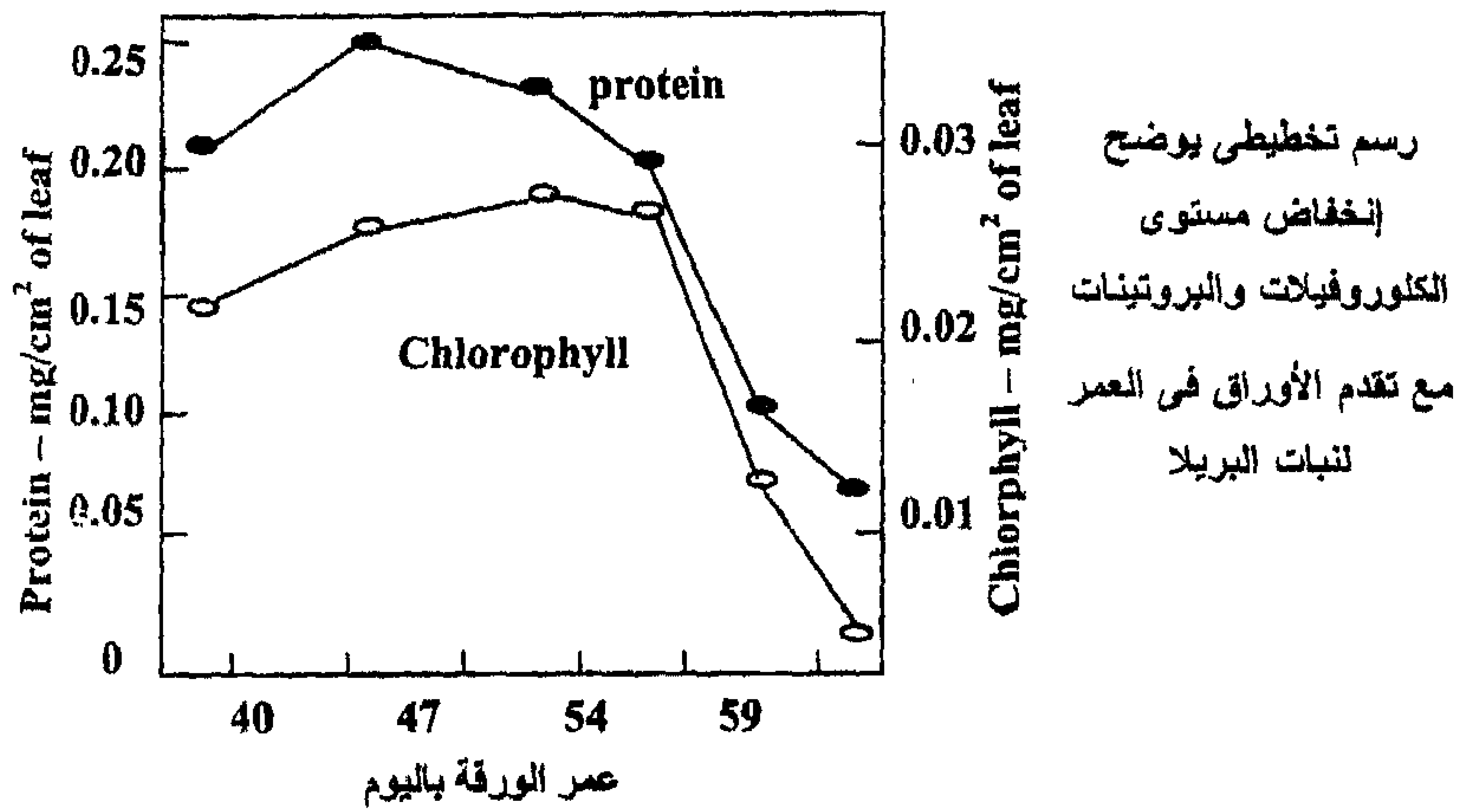
تتلخص مظاهر الشيخوخة ، فى الأوراق المسنة ، فى تناقص كمية الكلوروفيل، والبروتينات ، والحمض النووى الريبوزى . فتبدو الأوراق مصفرة اللون . وعادة، يستتبع ذلك ، إنتقال العناصر الغذائية ، المتحركة ، ونواتج التحول الغذائى ، من سكريات ، وأحماض أمينية ، وغيرها من هذه الأوراق المسنة ، إلى الأوراق الأكثر نشاطاً ، مع زيادة تفاذية الأغشية الخلوية ، وإضمحلال النواة ، والعضيات الخلوية الأخرى ، تدريجياً . وفى النهاية تجف الورقة وتسقط عادة .

ويرجع السبب فى ذلك ، إلى إنخفاض معدل تخليق المكونات الرئيسية بالورقة (كلوروفيل ، بروتينات ، RNA وغيرها) أو إرتفاع معدل أكسدتها ، وتحللها ، أو كلاهما معاً .

ففى إحدى التجارب ، التى أستخدم فيها بادرات البسلة ، وجد أن معاملة أحد الأوراق الأولية ، المتقابلة ، بالبنزيل أدنين benzyle adenine ، أدى إلى ظهور علامات الشيخوخة ، فى الورقة المقابلة ، الغير معاملة . كما إستعادت ، بعض الأوراق، فى مراحل الشيخوخة المبكرة ، طبيعتها ، بعد معاملتها بالكينيتن موضعياً ، و ظلت المنطقة المعاملة خضراء اللون ، بينما تطور النسيج المحيط بموضع الإضافة ، إلى اللون الأصفر . وقد فسر ذلك بتأثير الكينيتن على تحفيز حركة ، وإنتقال ، نواتج التحول الغذائى ، من الورقة الغير معاملة ، إلى الورقة المعاملة .

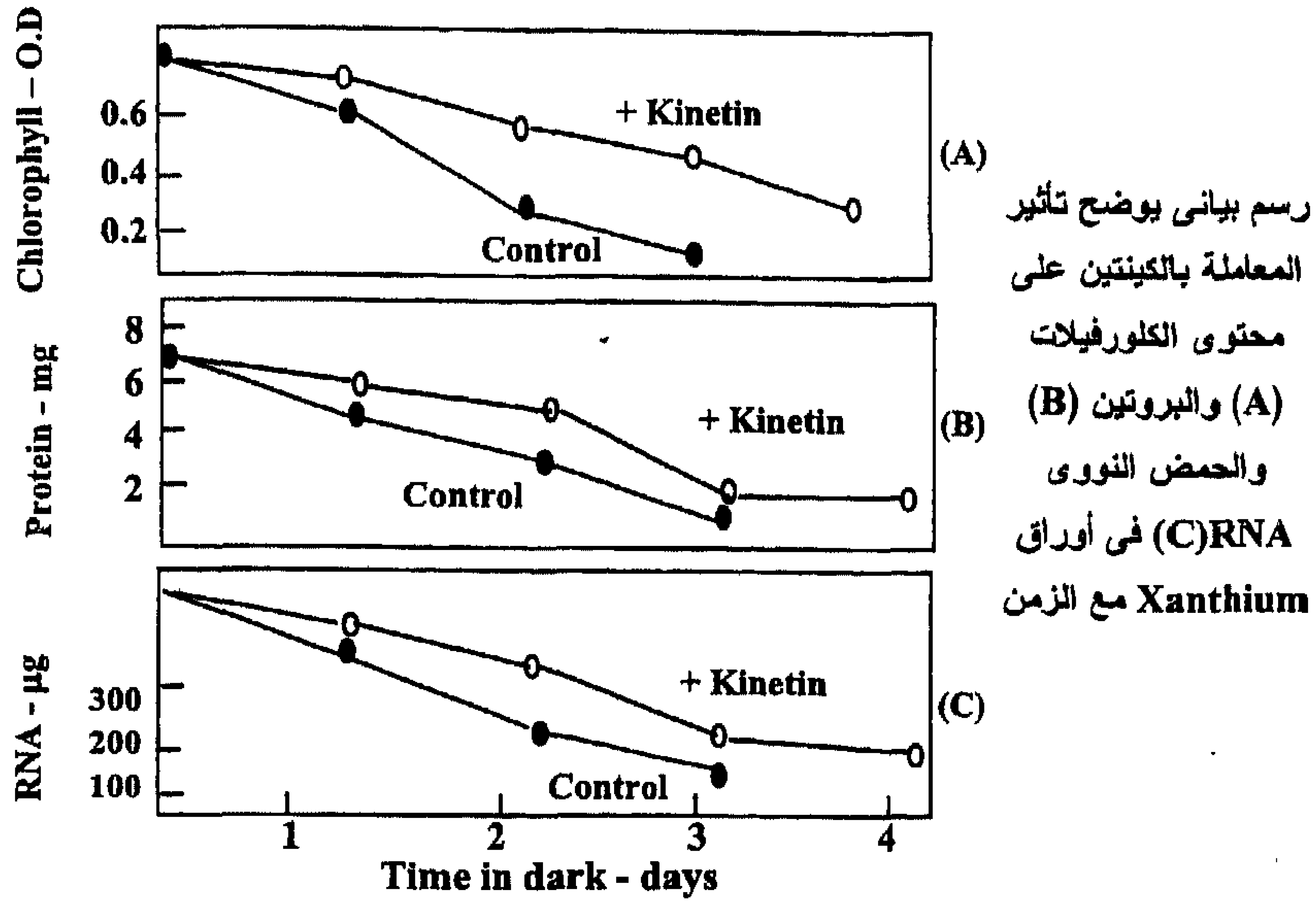
ويؤكد هذا التفسير ، ما أوضحته صورة الإشعاع الذاتى ، عند إستخدام الكربون المشع ، مع أوراق معنقة ، مفصولة عن النبات الأم ، ووضع أعناقها ، دون الأنصال، فى محلول من حمض أمينى مرقم ، ثم عومل النصل فيها موضعيا ، بالكينيتن ، ووجد أن الأحماض الأمينية قد تجمعت ، حول منطقة المعاملة . وعلى هذا ، ساد الإعتقاد

بأن المستوى الغير كاف من السيتوكينين ، فى الأوراق المسنة ، أو الأوراق المعرضة لظروف بيئية غير ملائمة ، مثل ؛ الجفاف ، والملوحة ، يؤدى إلى إنتقال نواتج التحول الغذائى إلى الأوراق ذات المستوى المناسب منه ، و اللازم للنمو والنشاط ، إلا أن آلية هذه الحركة غير معروفة بالضبط . ويمكن توضيح هذه التغيرات فى الأوراق المفصولة ، عن النبات الأم ، فى الشكل الآتى :



رسم تخطيطى يوضح إنخفاض مستوى الكلوروفيلات والبروتينات مع تقدم الأوراق فى العمر لنبات البريلا

ومن ناحية أخرى ، يمكن تأخير مظاهر الشيخوخة ، فى الأوراق المفصولة ، بوضعها فى محلول من الكينتين أو مشتقاته ، مثل ، بنزيل أدينين ، والزياتين ، حيث تبقى الأوراق خضراء لمدة أطول ، ويظل مستوى البروتينات ، والحمض النووى RNA ، ثابتاً . أى أن السيتوكينين يطيل فترة حياة الورقة ، عن طريق تأخير تحلل البروتين ، وحفظه ، وعدم أكسدة الكلوروفيل ، وحفظه . ويوضح الشكل التالى تأثير المعاملة بالكينتين على محتوى الكلوروفيلات ، والبروتين ، والحمض النووى الريبوزى RNA ، فى أوراق الزانثيم المسنة ، والموضوعة فى الظلام . والتى توضح إنخفاض كل هذه التقديرات مع زيادة عمر الأوراق .



رسم بيانى يوضح تأثير المعاملة بالكينتين على محتوى الكلورفيلات (A) والبروتين (B) والحمض النووى (C)RNA فى أوراق Xanthium مع الزمن

وقد أوضحت العديد من التجارب ، التى استخدام فيها الكربون المشع ، مع أقراص مفصولة من الأوراق ، طافية فى محلول الكينين ، أن السيتوكينين ، سبب زيادة تكوين RNA ، وخفض نشاط إنزيم RNA ase بها ، مما يساعد فى زيادة الأحماض الأمينية ، وتحفيز آلية تخليق البروتين ، وتأخير الشيخوخة . ويرى البعض ، أن التأثير قد يكون راجعاً إلى منع تحلل البروتينات ، والحمض النووى ، وليس تخليقها ، أو زيادة كميتها ، مع رفض ، أو استبعاد ، إحتمالية نقل ، أو تحويل ، منتجات التحول الغذائى .

١٢- النشاط الإنزيمى Enzyme activity

وجد أن السيتوكينين يزيد من نشاط ، بعض الإنزيمات الخاصة ، بتكوين الجذور فى أجنة الشعير ، عند إستنبات الحبوب . كما تشجع إنزيمات التحليل المائى ، للكربوهيدرات ؛ مثل ∝ amylase ، والبروتينات Proteins . وقد وجد أن تأثير السيتوكينينات ، يكون من خلال تاثيراتها على الجينات المسئولة عن تخليق هذه الإنزيمات ، ولا يكون التأثير مباشراً على النشاط الإنزيمى نفسه .

الفصل السابع والعشرون

ميكانيكية فعل وتأثير السيتوكينينات

Mechansim of Cytokinins Action

- التأثير على مستوى الأحماض الأمينية .
- المحافظة على البروتينات .
- التأثير على مستوى الأحماض النووية .
- العلاقة بين السيتوكينينات والهرمونات النباتية الأخرى .

الأوكسينات – الفيوزيكوكسين .

الفصل السابع والعشرون

ميكانيكية فعل وتأثير السيتوكينينات

Mechanism of Cytokinins Action

وضعت عدة تفسيرات لآلية فعل السيتوكينين فى النبات ، وخاصة ما كان متعلقاً بالإنقسام الخلوى ، والذى يعبّر عنه المصطلح . وقد حاول الكثيرون ، وضع علاقة واضحة بين التركيب الكيماوى للسيتوكينين وأثره الفسيولوجى ، وهى تساعد كثيراً فى فهم آلية عمله . فالسيتوكينينات ، كما ذكرنا ، عبارة عن مشتقات لقاعدة الأدنين القاعدية ، وهى قاعدة هامة ، تدخل فى تركيب الأحماض النووية ، ولعل Isopentenyl Adinine (IPA) ، هو أهم صورة للسيتوكينينات ، التى تتكون ، طبيعياً ، فى معظم النباتات . كما أكتشف وجود الزياتين Zeatine فى الحبوب ، الغير ناضجة ، فى الذرة الشامية ، وبذور البسلة . وعلى ذلك ، فالسيتوكينينات تمثل مجموعة الهرمونات النباتية الوحيدة ، التى تدخل فى تركيب جزيئات الحمض النووى الريبوزى الناقل tRNA . وقد تأيد ذلك ، بإستخدام الكربون المشع ، فى البنزيل أدنين المرقم ^{14}C ، ومعاملة أنسجة نباتية ، عديدة ، به . ومع تتبع الإشعاع ، تبين إرتباطه مع الحمض النووى الناقل tRNA . بالإضافة إلى ذلك ، فقد وجد أن هناك علاقة ، وطيدة ، بين السيتوكينينات والأحماض الأمينية ، خاصة السيرين Serine ، والتيروسين Tyrosine ، كما فى الخميرة ، وبين السيتوكينينات والحمض النووى الريبوزى الناقل tRNA ، فى بكتيريا *Corynebacterium fascians* ، كما فى النباتات الراقية .

وإذا كان هناك علاقة ، وطيدة ، بين السيتوكينينات والأحماض الأمينية، والحمض النووى الريبوزى الناقل tRNA ، كما أوضحنا . فما هى إذن العلاقة بين تركيب السيتوكينين وآلية عمله ؟

يرى البعض أن السيتوكينين يرتبط مع جزئ tRNA ، فى شكل صليبى ، ويظل ملتصقاً به ، دون تحرر ، وهى الصورة التى تساعد فى إرتباط الحمض النووى

الريبوزى الرسول mRNA ، مع الحمض النووى الريبوزى الناقل tRNA ، لمركب الحمض الأمينى ، أثناء تكوين البروتين ؛ أى أن تأثير السيتوكينين ، يتم على مستوى الإنتقال فقط ، وليس على مستوى الإستنساخ .

ويعترض الكثيرون ، على هذه النظرية ، على إعتبار أن الخلية النباتية تحتوى على أحماض أمينية أساسية ، لا يقل عددها عن العشرين حامضاً . وأن لكل نوع ، حمض نووى ناقل tRNA . أى توجد بالخلية ، أيضا ، وعلى الأقل ، عشرين نوعاً منها. وجميعها لازمة لتخليق ، وتكوين ، البروتين ، اللازم ، لبناء ، ونمو ، الخلية ، فكيف يمكن تقبل وجود نوع واحد ، فقط ، من الحمض النووى الناقل tRNA ؟ . خاصة أن بعض جزيئات الحمض النووى الناقل tRNA ، لا تحتوى فى تركيبها على السيتوكينين .

وقد تأكدت الحقيقة الأخيرة ، بإستخدام الكربون المشع . فقد وجد أن الأحماض النووية الناقلة tRNA ، للأحماض الأمينية Serine ، Tyrosine ، Isoleucine ، هى فقط ، التى تحتوى على أى من مشتقات السيتوكينين . كما أن نشاط السيتوكينين يتباين كثيراً ، بتباين مركز تأثيره ، ولا يعتمد على درجة إرتباطه ، أو إتحاده مع الحمض النووى الناقل tRNA . وعلى ذلك ، يرى البعض ، أن مركز تأثير السيتوكينين لا يكون قاصراً ، فقط ، على جزئ الحمض النووى الناقل tRNA ، وأن هناك مراكز تأثير أخرى ، قد تكون إنزيمية ، ذات علاقة بتحفيز تخليق الحمض النووى الناقل ، مثل tRNA synthetase ، أو منع هدمه ، وتكسيره ، مثل خفض النشاط الإنزيمى لإنزيم RNAase .

وقد أيدت نتائج ، بعض ، التجارب هذا الاقتراح وقبوله . فقد وجد أن الأنوية المعزولة لحليب جوز الهند ، المعاملة بالكينتين ، إستطاعت تخليق ، كمية وافرة من ، الحمض النووى الريبوزى . كما وجد أن السيتوكينين ، يحفز تخليق حمض Orotic ، فى فلقات الفول السودانى ، كما وجد باستخدام الفوسفور المشع ^{32}P مع فلقات الفول السودانى المعاملة بالسيتوكينين ، وجد أن السيتوكينين حفز من إتحاد الفوسفور المشع فى النواة C فى الجزئ ، وكل من حمض Orotic ، والأدنيين ، مع الحمض الريبوزى RNA .

وجميع هذه الأدلة ، تكفى لترسيخ فكرة الإعتقاد بأهمية السيتوكينينات فى تخليق الحمض النووى الريبوزى وتحولاته . ويبدو أن الآليات المقدمة ، او المقترحة، لتفسير تأثير السيتوكينينات ، تحتاج لمزيد من الدراسة ، وأن هناك آليات أخرى للسيتوكينينات . لأنه من الصعوبة بمكان ، إرجاع كل الإستجابات الفسيولوجية للسيتوكينينات لآلية واحدة ، دون غيرها .

وعلى هذا الأساس ، يمكن تفسير آلية فعل ، وتأثير ، السيتوكينين على النحو الآتى :

(١) التأثير على مستوى الأحماض الأمينية :

عُلل عمل السيتوكينين داخل الخلية ، بأنه يتدخل فى العمليات الحيوية المختلفة ، التى تقوم بها مجموعة الميثايل CH_3- ، الموجودة مع الحمض الأمينى ميثيونين . فعند دراسة تأثير عمل السيتوكينين على إنهاء طور الراحة ، فى أشجار التفاح ، وجد أن البراعم الكامنة ، أو الساكنة ، تستعمل الحامض الأمينى ميثيونين ، حيث تتأكسد مجموعة الميثيل به ، إلى ثانى أكسيد الكربون CO_2 ، بدرجة أكثر من البراعم النشطة . وعند معاملة هذه البراعم ، الساكنة ، بالسيتوكينين ، فإنها تمنع أكسدة هذا الحامض ، وبالتالى تحافظ على الكمية الموجودة معه ، لكى يقوم بتفاعلاته المختلفة ، الهامة ، داخل الخلية .

(٢) المحافظة على البروتينات :

و يفسر هذا الرأى عمل السيتوكينين ، بأنه يمنع ، أو يؤخر ، هدم ، وتحلل ، البروتينات ، والكلوروفيل ، فى الخلية النباتية ، مما يؤدى إلى المحافظة على مستوى مرتفع من النمو ، والإنقسام ، بالنسيج ، لمدة أطول ، فيتأخر وصول النبات إلى مرحلة الشيخوخة .

(٣) التأثير على مستوى الأحماض النووية :

تتوفر أدلة ، عديدة ، على وجود إرتباط وثيق ، بين السيتوكينين ، وتخليق الأحماض النووية ، والبروتينات . فمعاملة الأنسجة النباتية بالسيتوكينين ، يزيد معدل تخليق الأحماض النووية والبروتين . بل أكثر من هذا ، فقد وجد أن السيتوكينين ، يدخل فى تركيب الأحماض النووية . وهذا يفترض ، أن طبيعة عمل السيتوكينين ، فى

الخلايا ، ترجع إلى دخوله ، مباشرة ، فى تركيب جزئ RNA خاصة tRNA (الشق الناقل للأحماض الأمينية) ، وأنه يتخصص فى تنظيم العمليات الحيوية ، أثناء مرحلة الترجمة Translation .

بالإضافة لهذا ، فهو يزيد من معدل ازدواج DNA ، مما ينتج عنه زيادة RNA ، وتكوين البروتينات ، المختلفة ، ومنها الإنزيمات ؛ وهى التى تقوم بتحفيز التفاعلات الحيوية المختلفة ، التى تؤدى ، بعضها ، إلى عمليات الإنقسام الخلوى .

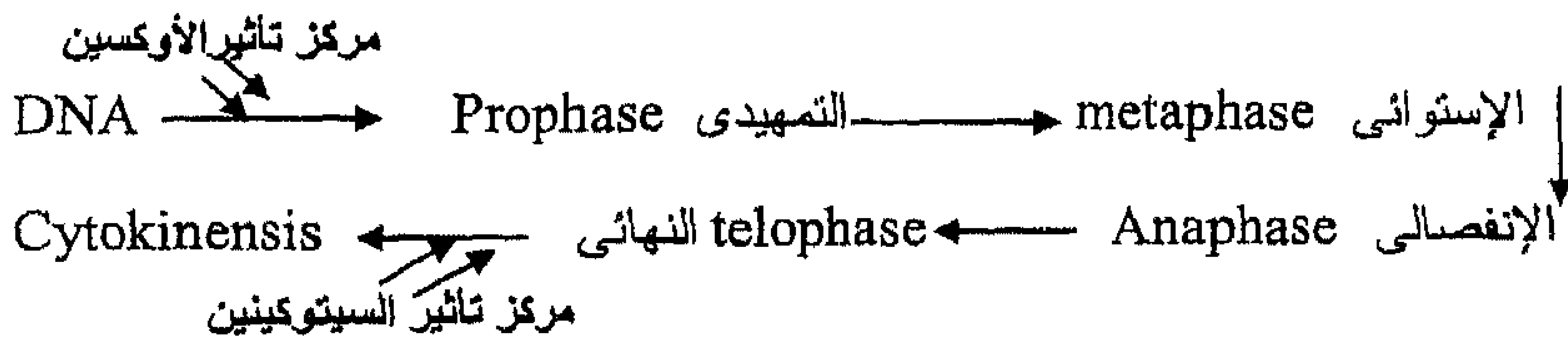
وكذلك أثبتت التجارب أن السيتوكينين يرتبط إرتباطاً ، فيزيقياً ، وليس كيماوياً، مع الجزئ المستقبل بالخلية النباتية (وهو غالباً الحمض النووى tRNA) .

العلاقة بين السيتوكينينات والهرمونات النباتية المنشطة الأخرى

أ- الأوكسينات Auxins

١- لوحظ هناك تشجيع كل من الأوكسينات والكينينات فى اظهار الأثر الفسيولوجى للآخر وتحسين أداء وظيفة كل منهما الآخر ، فإضافة كمية قليلة من الكينيتين ، إلى الأوكسين ، يسبب خروج الجذور بصورة مضاعفة للتأثير الأوكسينى وحده . والعكس صحيح ، فعند إضافة كمية قليلة من الأوكسين ، للكينيتين ، يزداد تأثير الكينيتين ونشاطه فى كسر سكون البراعم وتكشفها .

٢- *هناك اختلاف فى مواقع عمل كل من الأوكسين والكينين :* فالأوكسين يعمل عند مستوى التضاعف ، فى DNA ، وهى المرحلة التمهيدية الإبتدائية Prophase ، فى الإنقسام الخلوى . بينما الكينيتين يعمل عند مرحلة متأخرة من مراحل الانقسام ، وهى Cytokinensis ؛ أى انقسام السيتوبلازم ، كما يوضحه الشكل التخطيطى الآتى :



٣- يقوم السيتوكينين ، بدور كبير فى الانقسام الخلوى ، أثناء الأطوار الأولى ، لنمو الجنين ، خلال الإنبات ، وخلال نمو البادرات، حيث يتخلق فى بذورها .

٤- فى المراحل المتأخرة لنمو الخلايا ، والأنسجة ، يلعب دوراً فى لجننة جدرها ، وفى كلا المرحلتين ، يحفز السيتوكينين من عمل الهرمونات المنشطة الأخرى ، وخاصة الأوكسينات ، فبوجودها معا يتضاعف التأثير ، أو يبدو كذلك . أما وجود السيتوكينين وحده ، فإن الأثر الفسيولوجى السابق يبدو ضعيفاً . ويتضح من هذه العلاقة (السيتوكينين يضاعف من إستجابة النبات للأوكسين ، والعكس صحيح) ، أنها علاقة طردية ومحفزة synergistic ؛ أى يشجع كل منهما من إظهار الأثر الفسيولوجى للآخر .

ب- الفيوزيكوكسين Fusicoccin

وهو مركب عضوى ، تم إستخلاصه من فطرة الفيوزاريوم ، وإليه ترجع التسمية . وأهم أعراض المرض ، فى أشجار اللوز المصابة بالفطرة ، هو ذبول الأوراق . وقد أمكن معرفة تركيب الفيوزيكوكسين الكيماوى ، فهو عبارة عن جلوكوسيد ثنائى التربين . وبإضافته على نباتات أخرى ، ظهرت أعراضا مشابهة ، كما سبق إكتشافه مع أشجار اللوز المصابة ، وقد عرف بالسم الفطرى .

والمركب يشبه فى عمله السيتوكينينات ، والأوكسينات ، عند التركيزات المنخفضة ، فهو يشجع على توسيع أقراص الورقة المفصولة *in vitro* ، ومساحة الفلقات المعزولة للفجل . كما تسبب إضافته ، إستطالة قطع غمد ورقة الشوفان ، والنجيليات الأخرى . كما يشبه الجبرلينات فى تحفيز إنبات بذور الخس ، فى الظلام ؛ أى يمكن أن يحل محل أثر الضوء فى البذور الحساسة ضوئياً .

ورغم التشابه فى التأثير بين الفيوزيكوسين والسيتوكينينات والأوكسينات ، والجبريلين ، إلا أن هذا التأثير يختلف عن تأثير حمض الأبسبسك ABA ، فالأخير ، كما سبق ذكره ، يثبط إنبات بذور الخس ، فى الضوء ، بينما يعاكس الفيوزيكوسين هذا التأثير ، عند إضافته مع حمض الإبسيسبك ، كما أن إضافة الفيويكوسين تسبب فتح

الثغور ، فى الضوء والظلام ، مصحوبا بزيادة النتح ، وذبول الأوراق . وهو تأثير مغاير ، تماماً لتأثير حمض الأبسيسيك . كما وجد أنه يعكس تأثير الفيوزيكوسين عند إضافتهما معا ، على فتح الثغور ، حيث تبقى الثغور مغلقة ، وتستمر الورقة فى الذبول. ويبدو أن تأثير كل منهما ، مستقلاً عن تأثير الآخر ، فى عملية فتح وغلق الثغور ، وذبول الورقة . ويبدو كذلك ، أن آلية عمل الفيوزيكوسين ، فى فتح وغلق الثغور ، تتم من خلال تأثيره على حركة أيون البوتاسيوم من وإلى الثغور . وهى إحدى النظريات التى وضعت لتفسير ميكانيكية فتح وغلق الثغور . فقد أثبتت العديد من التجارب التى استخدام فيها الفيوزيكوسين ، زيادة إفراز ، وتحرر البروتونات (H^+) ، إلى الوسط ، فيصبح الوسط حامضياً ، مما يترتب عليه ، إمتصاص الكثير من أيونات البوتاسيوم ، وإنتقالها عبر الأغشية الخلوية .

الفصل الثامن والعشرون

الإيثيلين Ethylene

- إكتشاف الإيثيلين .
- التركيب الكيماوى وعلاقته بالأثر الفسيولوجى .
- الإيثيلين والإيثريل .
- التحول الغذائى للإيثيلين :

التخليق الحيوى للإيثيلين – العوامل المؤثرة على تخليق الإيثيلين فى النبات (الأوكسجين – درجة الحرارة – الضوء – الإجهاد – الهرمونات الأخرى المصاحبة) – هدم الإيثيلين وتحليله .

- وجود الإيثيلين بالنبات و توزيعه .
- طرق التقدير الكمى للإيثيلين .
- إنتقال الإيثيلين وإنتشاره .

الفصل الثامن والعشرون

الإيثيلين Ethylene

إكتشاف الإيثيلين Discovery of Ethylene

فى القرن التاسع عشر ، لوحظ أن الغازات المنبعثة من دخان المصانع ، لها تأثير منشط لنمو النباتات المنزرعة ، بجوار هذه المصانع ، ولمسافة محدودة . ثم أصبح شائعاً أن الدخان ذو أهمية خاصة فى تحسين نمو النبات وإنتاجيته . وقد أستغل ذلك إقتصادياً فى النواحى التطبيقية . حيث ، إستخدام الدخان لتحفيز إزهار الأناناس ، ونضج الموز ، صناعياً ، دونما محاولة لمعرفة المركب الفعال فى الدخان المستخدم .

وفى العام 1901 درس Neljubiv أثر غاز الإضاءة على نمو النبات ، وكان أول من أشار إلى أهمية الإيثيلين ، الموجود بالغاز ، كمنظم لنمو النبات . وقد أكد كل من Crocker and Knight عام 1908 ، على أن المركب النشط فى الدخان ، وغاز الإضاءة ، الذى كان مستخدما هو غاز الإيثلين .

وفى العام 1910 إقترح Causins أن غاز الإيثلين قد تنتجه النباتات ذاتياً ، على إعتباره منظما لنموها ، وعلى أنه أحد مكونات الغاز الفعالة . وفى عام 1924 قام Denny بتحليل مكونات الدخان ، المتصاعد من حرق الكيروسين ، وأبخرته ، وأوضحت نتائجه أن الإيثيلين هو المركب النشط ، المسئول عن نضج البرتقال ، والموز . وبذلك تأكدت نتائج Crocker and Knight .

وكان Gane عام 1934 . أول من أكد إقتراح Causins ، وأوضح فى تجاربه ، على التفاح ، أن غاز الإيثلين يتخلق طبيعياً ، فى ثمار التفاح ، أثناء التخزين ، ثم أصبح شائعاً أهمية الغاز فى الإنضاج الصناعى ، لكثير من ثمار الفاكهة . ثم توالت الدراسات ، بعد ذلك ، وساعد فى ذلك التطور العلمى السريع فى إكتشاف الايثيلين وطرق تقديره . ثم أكدت الدراسات الفسيولوجية على إعتباره هرمونياً نباتياً ، يمكن أن يؤثر فسيولوجياً ، وبتركيزات ضئيلة للغاية ، على نمو النبات وتثبيط نمو

الساق ، وتكوين الجذور العرضية على العقل ، ويساعد فى تساقط الأوراق ، وإنضاج الثمار وغيرها . إلا أن البعض إستبعد الايثيلين من مجموعة الهرمونات النباتية ، لإفتقاره لأحد شروط المركب الهرمونى ، ألا وهو عدم إنتقاله من مكان التخليق إلى مكان التأثير . كما أن المدى الواسع للنشاط التنظيمى للإيثيلين ، عند التركيز الدقيق ، لا يؤهله كهرمون نباتى طبيعى . علاوة على إنفراده ، عن الهرمونات النباتية الأخرى ، فى تطايره ، المنتظم ، خارج النبات .

وبصرف النظر عن هذه الاختلافات ، فقد أوضح **Burg** عام 1962 ، أن الايثيلين يتخلق فى جميع أجزاء النبات ، فهو يتخلق فى الجذور ، والسوق ، والأوراق، والأزهار ، والثمار ، والبذور ، ولا يوجد مركز مختص بالتخليق ، داخل كل عضو نباتى ، ولكن يتخلق فى جميع الخلايا ، والأنسجة النباتية الحية ، داخل كل عضو نباتى . كما أن البكتيريا والفطريات تنتج الايثيلين،وخاصة فطرة *Pinicillium digitatum*.

التركيب الكيماوى وعلاقته بالأثر الفسيولوجى

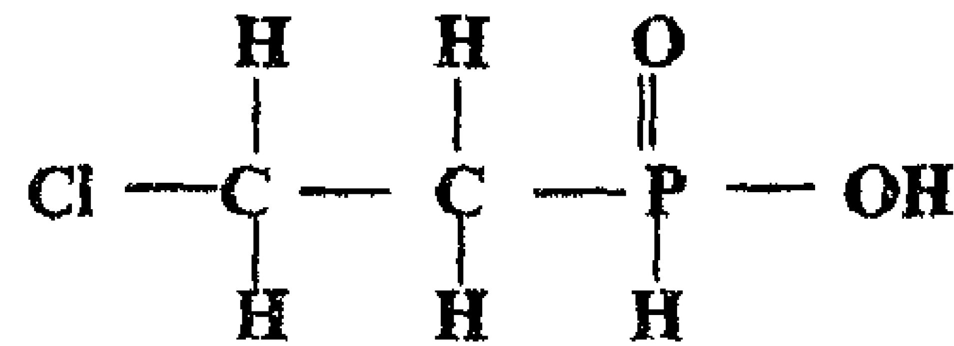
الايثيلين هيدروكربون ، غير مشبع ، تركيبه الكيماوى $H_2C = CH_2$ والبنائى $H-\underset{H}{C}=\underset{H}{C}-H$ ، أى يتكون من ذرتين كربون بينهما رابطة تساهمية زوجية ، وأربعة ذرات هيدروجين . وهو أول أفراد سلسلة الأوليفينات ، فهو غاز عديم اللون ، متطاير ، أخف من الهواء ، شحيح الذوبان فى الماء ، ولكن يذوب بمعدل 315 جزء فى المليون عند درجة الصفر المئوى ، فى الضغط المعتاد (1 ضغط جوى) ، ووزنه الجزئ حوالى 28.5 وحدة .

ويرتبط التركيب الكيماوى للجزئ بدرجة النشاط . فوجود الرابطة الغير مشبعة ، بين ذرتى الكربون ، لازمة ، وضرورية ، لإظهار النشاط ، وقد يرجع ذلك لسهولة إرتباط الجزئ مع الأيونات الفلزية . وعلى ذلك ، يظهر العديد من الغازات الأخرى غير المشبعة – خلاف الإيثيلين – تأثيراً فسيولوجياً مشابها للايثيلين على النبات.

وقد وجد أن المركبات الهيدروكربونية ، الغير مشبعة ، ذات الرابطتين ، أكثر نشاطاً من تلك المحتوية على رابطة واحدة . أما زيادة عدد الروابط الزوجية ، إلى أكثر من رابطتين ، تضعف النشاط الفسيولوجي . كما أن وجود الرابطة الزوجية ، فى المركب ، تجعله أكثر نشاطاً ، من وجود الرابطة الثلاثية . فالأوليفيات أكثر نشاطاً من الأستيلينات . وكلما كان الجزئ صغيراً كلما زاد نشاطه . وعلى العموم ، يعتبر الايثيلين أكثر المركبات الهيدروكربونية ، الغير مشبعة ، تأثيراً ، ثم يتبعه البروبيلين ، ثم الاستيلين ($HC \equiv CH$) . وكلما زاد طول السلسلة الكربونية ، كلما نقص النشاط الفسيولوجى ، فاستيلين الميثايل ، أقل نشاطاً من الأستيلين نفسه .

الايثيلين والايثريل Ethylene and Ethrel :

ذكرنا أن الايثيلين يتخلق طبيعياً داخل النبات ، ويزداد تركيزه ، أو يقل ، تبعاً للمؤثرات الخارجية ، وهو مركب هيدروكربونى ، يوجد فى صورة غازية ، يتطاير بسرعة من الأنسجة النباتية ، وينتشر فى الجو المحيط ، ولا يمكن إستغلاله ، بهذه الصورة ، للإستفادة من آثاره الفسيولوجية الهامة ، فى تجارب الحقل المفتوح . بل يجب أن توضع النباتات فى حيز مغلق . لذا حاول الكثيرون ، بعد فصله ، وإستخلاصه ، ومعرفة تركيبه الكيماوى ، ودراسة آثاره الفسيولوجية ، تخليق مركبات صناعية ، لها نفس التأثير الفسيولوجى ، أو على الأقل ، يمكنها إنتاج الإيثيلين بسهولة ويسر . لعل أهمها مركب الإيثريل ، ويعرف بالايثافون Ethephon . وهو مركب صناعى ، ثابت ، يوجد فى صورة صلبة ، قابلة للذوبان ، تركيبه الكيماوى 2 chloro Ethen phosponic acid (2 كلوراثيين حمض الفوسفونيك) والبنائى :



ويتميز هذا المركب الإصطناعى ، بتحلله تلقائياً ، وببطىء ، إلى الإيثيلين ($CH_2 = CH_2$) فى الوسط الحامض . ويصاحب ذلك ، كنواتج جانبية ، كل من الكلوريد ، وحامض الفوسفوريك ، دون الحاجة إلى إستخدام الإنزيمات . ويرجع ذلك ،

لتشابهه مع حمض الميثايونين الأميني، البادئ الطبيعي للإيثيلين . وأن التفاعل تفاعل قاعدى . وكلما كان الرقم الهيدوجينى أقل حموضة ، كما فى الخلايا النباتية (5.8 – 6) كلما زاد تحرر غاز الإيثيلين منه . فإذا عومل به النبات سرعان ما يتحلل إلى مكوناته ، ويستمر إنطلاق غاز الايثيلين لفترة ، قد تصل إلى أسبوع ، من تاريخ المعاملة .

فقد وجد أن معاملة ثمار التفاح ، والموز ، خلال النضج ، بمثبطات التنفس ، مثل داى نتروفينول Dinitrophenol ، يحفز من إنتاج الإيثيلين ، تماماً مثل المعاملة بتركيز مرتفع من ثانى أكسيد الكربون ، أو منخفض من الأوكسجين . وقد وجد أن المعامل الحرارى ، لكلتا العمليتين (معدل التنفس وانتاج الايثيلين) تقع فى حدود (Q_{10} = 2.8). وعادة يتطابق قمة منحنى معدل التنفس ، مع التركيز الأمثل للإيثيلين. مما يوحى بوجود علاقة وثيقة بينهما ، وهى علاقة متبادلة .

وعلى هذا الأساس ، فقد اقترح أن يكون المركب البادئ لتخليق الايثيلين هو جزئ الجلوكوز ، تماما كالتنفس . ويؤكد هذا الإقتراح ، أن إستخدام الجلوكوز المرقم ، المحتوى على كربون 14 ، فى تغذية ثمار الفاكهة ، أدى إلى ظهور الاشعاع فى الايثيلين ، ولكن بعد فترة زمنية قدرها ساعة من المعاملة . وهذه الفترة يتم خلالها تخليق سلسلة من المركبات الوسيطة ، فى مسار خاص ، من الجلوكوز ، وحتى تحرر الإيثيلين . فما هى المركبات الوسيطة المقترحة؟.

يعتقد البعض ، أن مسار تخليق الإيثيلين قد يتشابه مع مسار التنفس ، فى مرحلتيه ؛ التحلل الجلوكوزى ، ودورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل (دورة كربس). أى أن الأحماض العضوية ، قد تكون مركبات وسيطة . إلا أن المعارضون ، لهذا الاقتراح ، يرون عدم صحة ذلك ، حيث لم يظهر الاشعاع فى الإيثيلين ، عند إستخدام الأحماض العضوية المرقمة ، بكربون 14 كمواد بادئة .

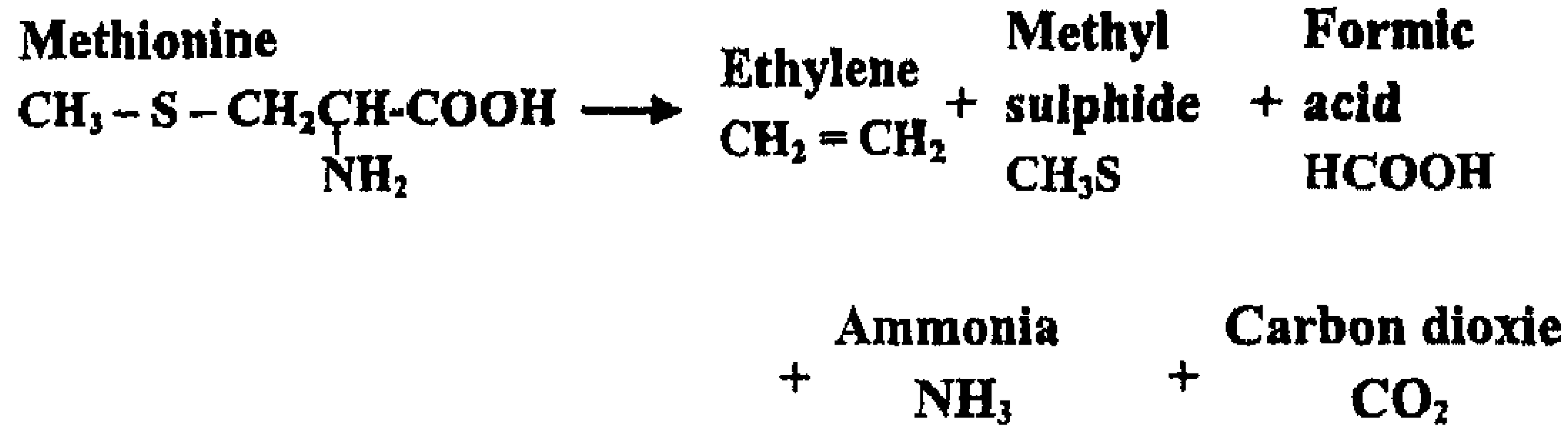
ويرى آخرون ، أن المادة البادئة ، التى يتخلق منها الإيثيلين ، هو الحمض الأمينى ميثايونين ، من خلال إرتباطه عن طريق مجموعته الكبريتية (السلفوهيدريل) . ويؤيد ذلك عدة نتائج بحثية منها :

١- أدى إستخدام الحمض الأمينى الميثايونين ، فى تغذية نسيج التفاح ، إلى زيادة تخليق الإيثيلين .

٢- أدى إستخدام مضاد تخليق الميثايونين ، وهو Ethionine ، فى معاملة نسيج التفاح ، إلى تثبيط تخليق الإيثيلين .

٣- عدم تحرر الكبريت ، كمركبات متطايرة ، بل يظل فى الأنسجة المنتجة للايثيلين ، ويبدو وأنه يعيد دورته من جديد ، ويستخدم فى الإنتاج المستمر لحمض الميثيونين الأمينى ، لكى يبدأ الدورة من جديد

٤- أدت المعاملة بإستخدام الميثايونين المرقم ، بذرة كربون 13 ، فى الموضع 3 ، 4 ، من الجزئ ، لتغذية أنسجة ثمار التفاح ، إلى ظهور الإشعاع فى الإيثيلين الناتج ، مع ظهور CO_2 ، وأمونيا ، وحمض الفورميك ، كنواتج جانبية . حسب :



$+$ Ammonia NH_3 $+$ Carbon dioxie CO_2

ويلاحظ بأن الكربون المرقم ، ظهر فى الإيثيلين ، وهو أنه ناتج من ذرتى الكربون رقم ٣ ، ٤ فى جزئ الحمض الأمينى ميثيونين ، بينما كان مصدره فى جزئ الميثايل سلفيد ، من ذرة كربون رقم ٥ ، وفى حمض الفورميك من ذرة كربون رقم ٢ ، وفى ثانى أكسيد الكربون من ذرة كربون رقم ١ . كما يلاحظ أن الكبريت الموجود فى الحمض الأمينى لا يتطاير ، ولا يتحول إلى مركبات متطايرة . بل يظل فى وسط التفاعل بالنسيج النباتى ، بصورة مركب ثابت ، هو الميثايل سلفيد ، ويبدو وأنه يستخدم فى إعادة تخليق الحمض الأمينى ميثيونين ، لكى يبدأ الدورة من جديد ، ضماناً لإستمرارية تخليق الإيثيلين ، وتصاعده لعدة أيام ، خلال مراحل النضج أو التخزين .

٥- أوضحت التجارب ، أن الصورة اليسارية ، من الميثايونين L Methionin ، هى الصورة الفعالة ، كمركب وسطى ، يشترك فى تفاعلات مسار تخليق

الإيثيلين ، وليست الصورة اليمينية D-Methionin ، وأن القرين الإنزيمى (FMN) Flavinmononucleotide ، ضرورى لإتمام التفاعل .

٦- إستمرار تصاعد الإيثيلين ، لعدة أيام ، أثناء فترة التخزين ، والنضج ، لثمار التفاح ، المعامل بالميثيونين . مما يوحى بإستمرارية إشتراك الكبريت ، فى التكوين المستمر للميثيونين ، وعدم تطايره ، كمركبات كبريتية متطايرة .

٧- أدى معاملة أنسجة ثمار التفاح بالأكتينومايسين Actinomycine ، وهو مادة مثبطة لتخليق الحمض النووى الريبوزى الرسول mRNA ، وبمادة السيكلوهكساميد Cyclohexamide ، المثبطة لتخليق البروتينات ، أدى ذلك إلى كبح ، أو منع ، تخليق الإيثيلين ، وتوحى هذه المعاملة ، إلى أن تحويل الميثايونين البادئ ، إلى إيثيلين ناتج ، لابد وأن تتم من خلال مجموعة تفاعلات إنزيمية ، تحت تأثير إنزيمات خاصة ، تتخلق فى النسيج ، إلا أن هذا الإيحاء ينقصه الدليل القاطع ، لعدم إمكانية فصل هذه الإنزيمات ، أو معرفة طبيعتها ، ولو أن البعض يرى إنتمائها إلى مجموعة إنزيمات الأكسدة والإختزال . وتلعب البيروكسيديزات فيها الدور الهام فى هذه التفاعلات .

وقد إعترض البعض على هذا المسار ، ودليلهم فى ذلك ، هو إختفاء الإيثيلين، من نسيج ثمار التفاح ، عند سحقه ، وخلطه ، فى محلول متجانس ، وعدم إمكانية إستخلاص أى إنزيم ، قادر على تحفيز التحلل أو الهدم ، كتحويل الميثايونين إلى إيثيلين ، فجميع الإنزيمات ، المفصولة ، كانت غير نشطة ، مرتبطة بمثبطاتها .

ويرى هؤلاء المعارضون ، أنه لابد من وجود مسارات أخرى لتخليق الايثيلين، قد يكون البادىء فيها هو الحمض الدهنى Linolenic ، أو الحمض الأمينى β alanine ، أو غيرهما ، وعن طريق مركبات وسيطة ، قد تكون كحول البروبايل Propanol ، يمكنها التحول فى مسار خاص إلى الإيثيلين . وهو إقتراح ينقصه الدليل والبرهان ، ولم يتعرف أحد على هذا المسار ، كما لم يتضح أن كان هذا المسار فعال فى النباتات الراقية أم لا .

وعلى العموم ، فنحن هنا أمام آراء متعددة ، ينقصها الدليل القاطع ، والبرهان الساطع ، وربما قد يشترك أكثر من مسار . أو أن هناك مسارات أخرى ، يختلف فيها البادئ ، كما يختلف فيها المركبات الوسيطة ، بإختلاف النبات وظروفه البيئية ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية .

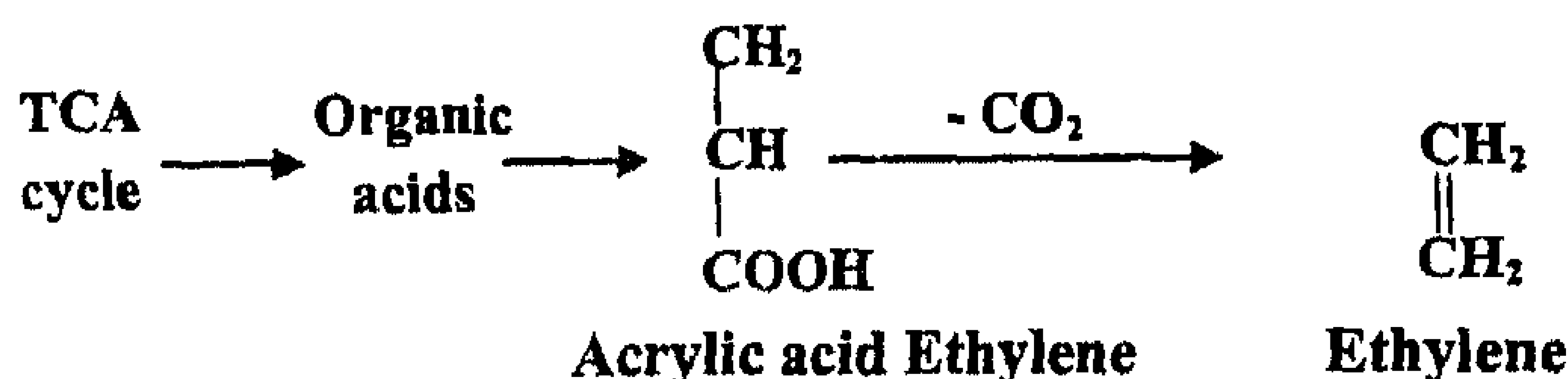
التحول الغذائى للإيثيلين Ethylene Metabolism

أ – التخليق الحيوى للإيثيلين : Biosynthesis of Ethylene

لم يعرف ، على وجه الدقة ، بادئ تخليق الإيثيلين الطبيعي ، في النباتات الراقية ، كما لم يعرف ، على وجه الدقة ، ما هو العضى الخلوى ، الذى تتم فيه هذه العملية . إلا أن هناك عدة آراء مختلفة ، يتداولها التخليق الحيوى للإيثيلين . وهذه الآراء بنيت على أساس دراسة أنسجة الفاكهة ، خلال مراحل نضجها ، وإرتباط ذلك بالمركبات الوسيطة إلى حد كبير .

ويمكن سرد أهم الطرق المقترحة ، للتخليق الحيوى للإيثيلين ، فيما يلى :

١- تخليق الإيثيلين من حامض الأكريليك :

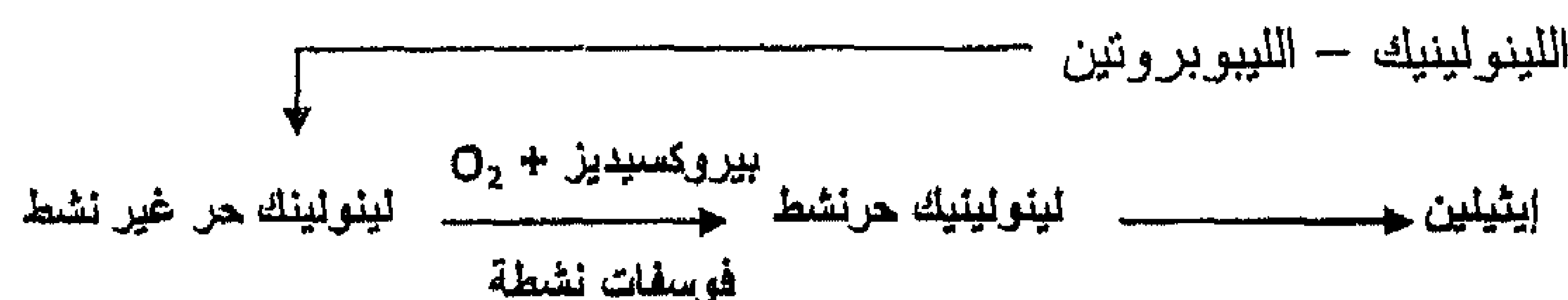


ومن المعروف أن حامض الأكريليك يمكن أن ينتج من أحماض السكسنيك والفيوماريك ، والماليك ، ومن خلال دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل TCA cycle .

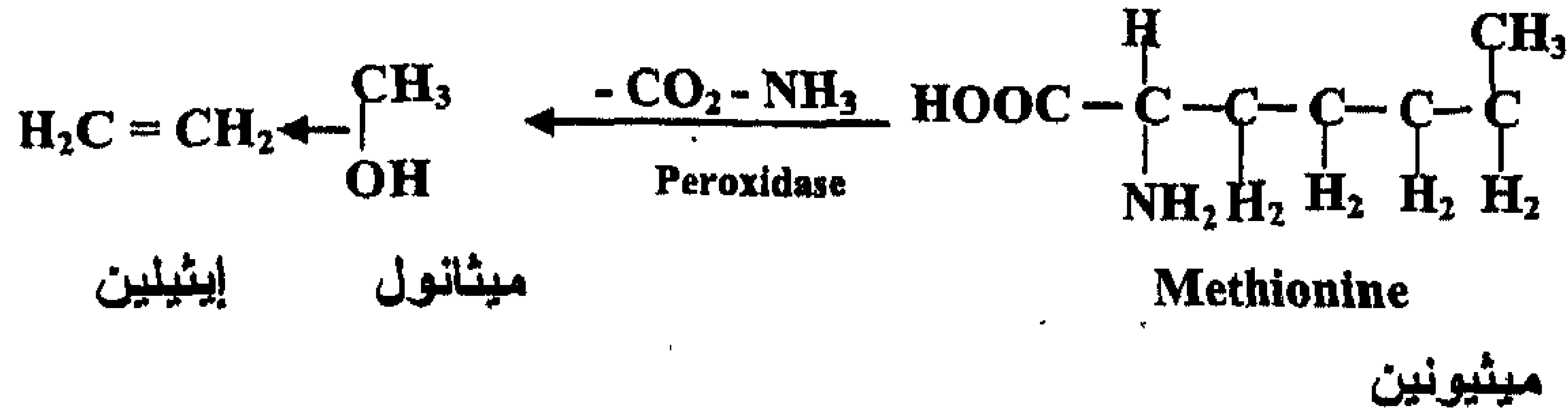
٢- تخليق الإيثيلين من أحماض دورة كربس ، مثل :

حامض السكسنيك ، والفيوماريك ، وذلك بفقد CO_2 .

٣- تخليق الإيثيلين من الليبوبروتينات (البروتينات الدهنية) ، مثل حامض اللينولينيك – الليبوبروتين



٤- تخليق الإيثيلين من حامض الميثيونين الأمينى .

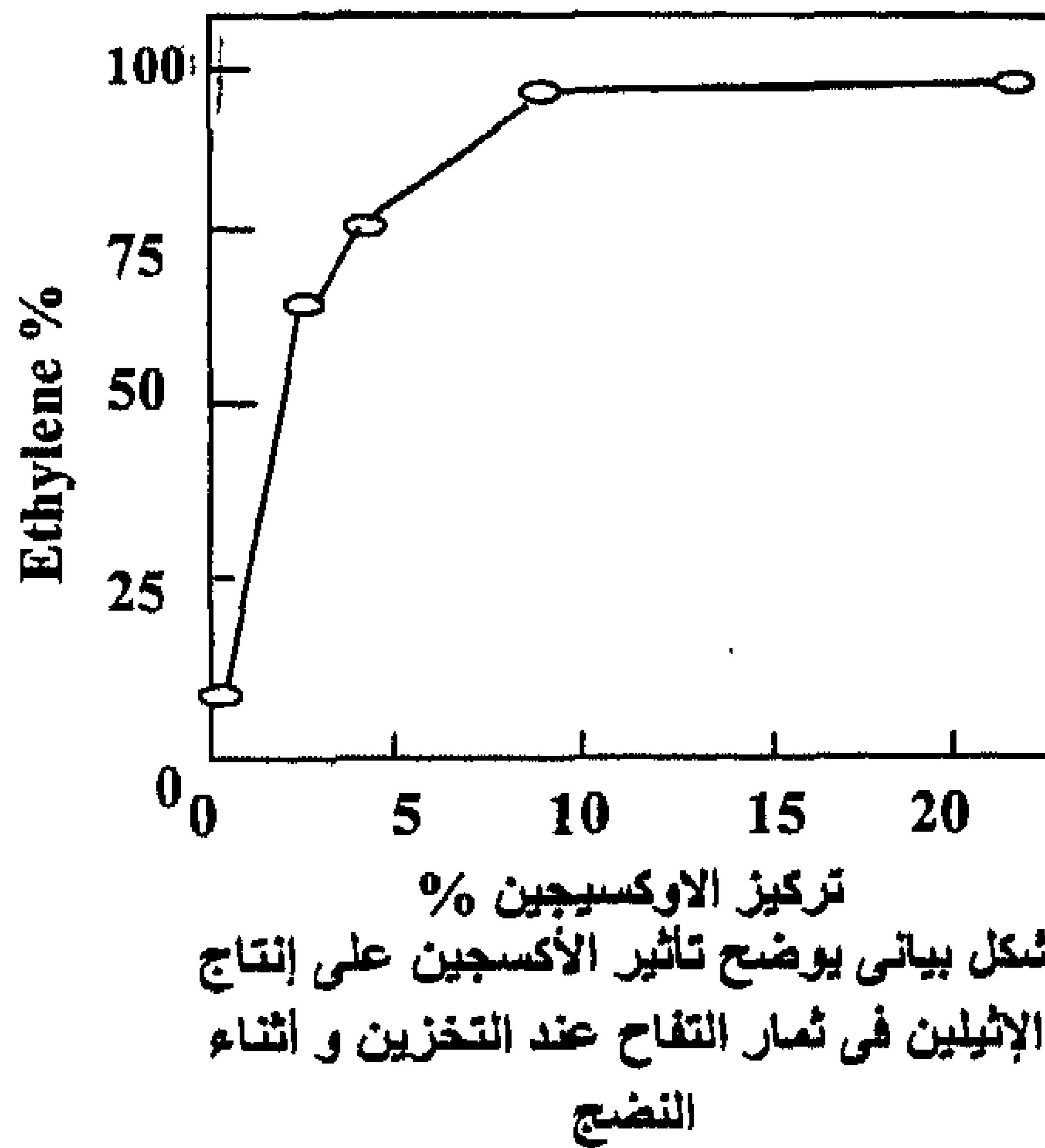


والرأى الأخير ، هو الذى يميل إليه أغلب الباحثين ، على إعتبار أن حامض الميثيونين الامينى ، هو مصدر أساسى لتكوين غاز الإيثلين ، بالأنسجة الحية للنبات .

العوامل المؤثرة على تخليق الإيثيلين فى النبات Factors affecting on ethylene formation

١- الأكسيجين Oxygen :

يوضح الرسم البيانى الآتى ، العلاقة بين درجة تركيز الأوكسيجين ، ومعدل إنتاج الإيثيلين ، فى أنسجة ثمار التفاح ، عند التخزين وأثناء النضج . ويلاحظ أنها علاقة طردية ، حتى درجة تركيز 7 % تقريبا . ويرجع ذلك ، عادة ، لدفع تحويل الميثيونين إلى إيثيلين ، وربما قد يعمل الأوكسجين على تزويد خلايا النسيج بالمركبات الفوسفاتية العالية الطاقة ، فى صورة ATP ، من خلال مراحل عملية التنفس ، كما فى الشكل :

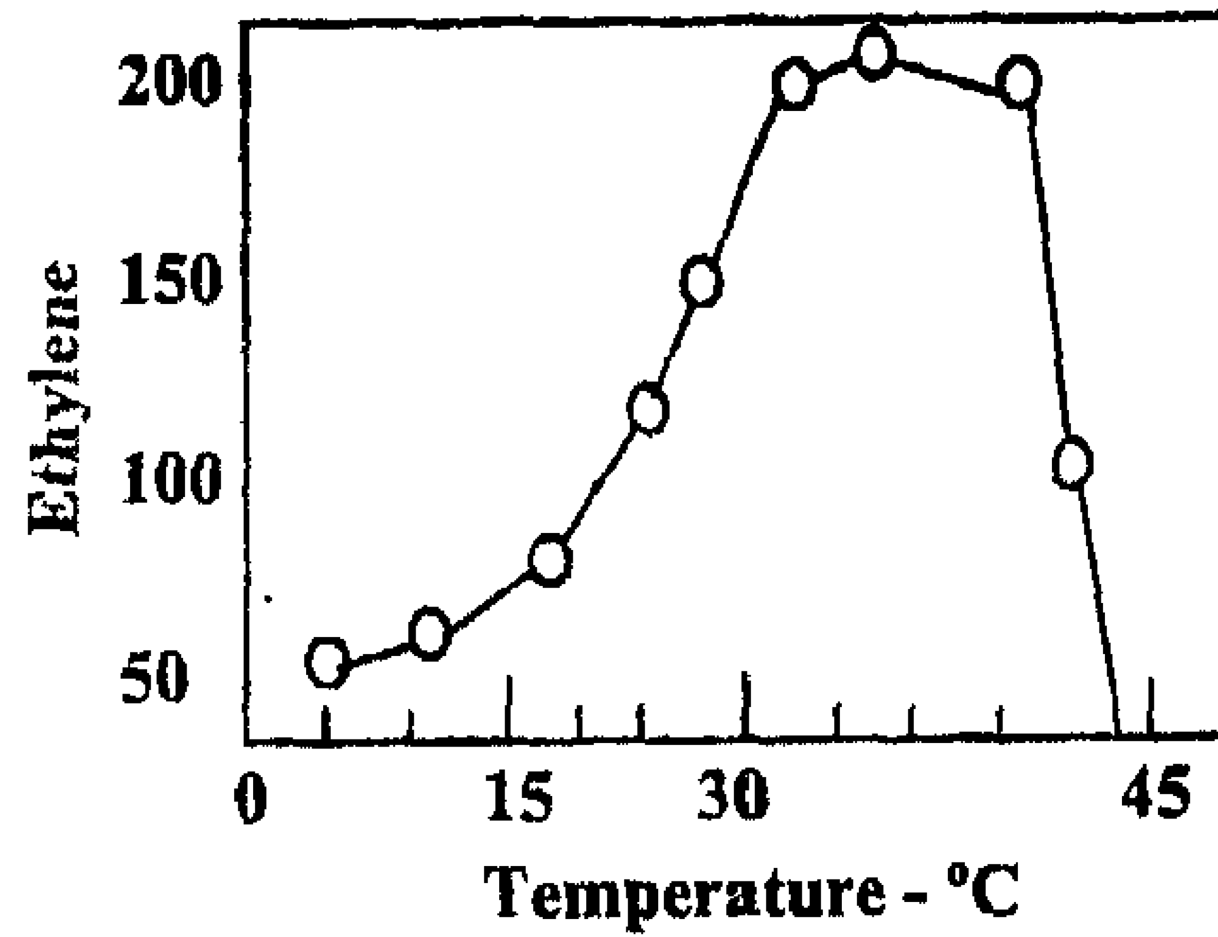


شكل بيانى يوضح تأثير الأكسجين على إنتاج الإثيلين فى ثمار التفاح عند التخزين و أثناء النضج

٢- درجة الحرارة Temperature

وجد أن هناك تبايناً ، كبيراً ، فى درجة الحرارة المثلى ، اللازمة لتخليق الإيثيلين ، وهى تختلف بإختلاف النباتات . فهى فى التفاح 30 ° م ، وهى فى بذور

الفول السودانى الكامنة 40 – 45 ° م . وفى حدود الدرجة المثلى لدرجة حرارة ، يزداد معدل إنتاج الإيثيلين بزيادة درجة الحرارة ، حتى الدرجة المثلى ، ثم ينخفض هذا المعدل ، تدريجياً ، كلما زادت درجة الحرارة عن هذه الدرجة . كما يوضح ذلك الشكل الآتى :



شكل بيانى يوضح تأثير درجة الحرارة على إنتاج الإيثيلين فى ثمار التفاح عند التخزين وأثناء النضج

٣- الضوء Light

يختلف تأثير الضوء ، من حيث الشدة ونوع أطيافه ، على الإيثيلين بالتنشيط أو بالتثبيط ، ويعتمد ذلك على نوع النبات ، الواقع تحت الدراسة . فهو ينشط تكوين الإيثيلين فى بذور الخس ، ويثبطه فى بادرات البسلة ، فى الضوء عنه فى الظلام .

وقد وجد أن أطياف الضوء الأحمر ، عند طول موجة 660 نانومتر ، هو الطيف المؤثر على تثبيط تخليق الإيثيلين ، مقارنة بأطياف الطيف الأحمر البعيد ، عند طول موجة 730 نانومتر ، فى البادرات النامية فى الظلام . وينعكس هذا التأثير ، إذا تبع ذلك إستخدام أطياف الضوء الأحمر البعيد . ويرجع ذلك ، لإشتراك نظام صبغة الفيتوكروم ، وتخليق الإيثيلين ، حيوياً ، فى الأنسجة المتصلة .

٤- الإجهاد Stress

وجد ان تعريض أى نسيج نباتى ، لأى من ظروف الإجهاد ، مثل الإجهاد الحرارى ، أوالرياح ، أو الملوحة ، أوالجفاف ، أو الإصابة بالأمراض (فطرية ، بكتيرية ، فيروسية ، حشرية) ، أو التعرض للتلوث ، أو المواد السامة ، او إستخدام

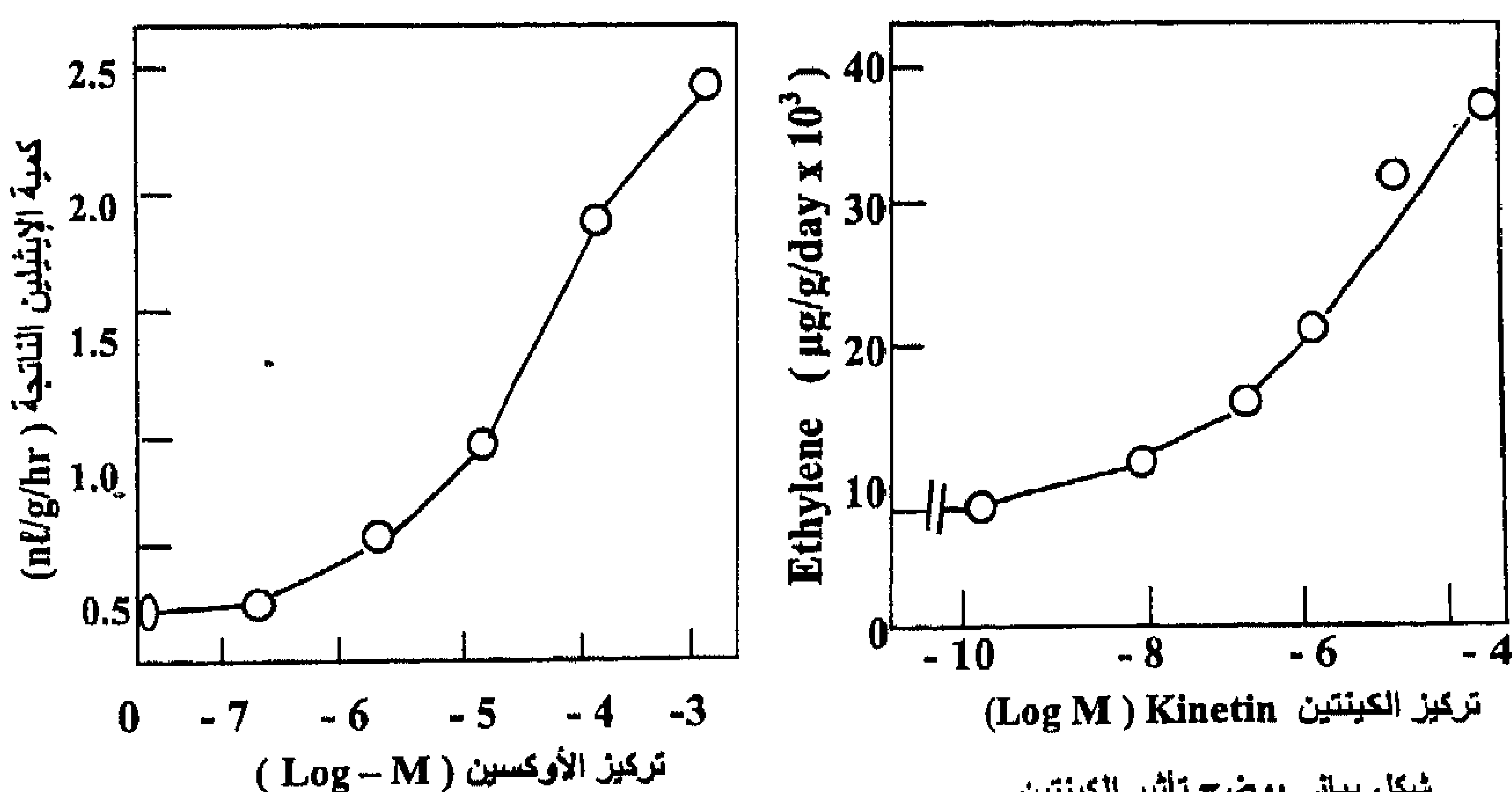
المبيدات ، أو إحداث الجروح ، أو الإحتكاك ، وغيرها . كلها عوامل تسبب زيادة إنتاج الإيثيلين .

كما وجد أن تعريض النبات لأى من الظروف البيئية الغير طبيعية ، تزيد من إنتاج الايثيلين فى معظم النباتات ، ومن أمثلة ذلك ، تعريض النبات إلى الجاذبية الأرضية ، أى وضع البادرة أفقياً ، أو الجاذبية الضوئية ، أى تعريض البادرة للضوء من جانب واحد .

وقد أستخدمت هذه الظاهرة ، فى تفسير لماذا تزهر نباتات الأناناس ، إذا تعرضت بادراتها للنمو أفقياً ، أسرع من النباتات الرأسية النمو ؟ ولماذا تصل أوراق الكوليس ، إلى مرحلة الشيخوخة ، إذا وضعت أفقياً ، أسرع من النامية رأسياً .

٥- الهرمونات الأخرى المصاحبة Other Combined hormones

تلعب الأوكسينات ، والجبريلينات ، والسيتوكينات ، وحمض الأبسبسك ، أدواراً هامة فى زيادة إنتاج الإيثيلين ، ويبدو أنها ظاهرة شائعة ، فى جميع الأعضاء النباتية ، الخضرية والثمرية . إلا أن تأثير الأوكسينات على إنتاج ، وتخليق ، الايثيلين ، أكثر بكثير من تأثير الجبريلينات ، والسيتوكينات ، وحمض الابسيسيك . فقد قدرت ، هذه الزيادة ، بحوالى 8 – 10 مرات ، بإستخدام تقنية سائل غاز الكروماتوجرام – Gas liquid chromatograophy ، كما يوضحه الشكل :



شكل بيانى يوضح تأثير الاوكسين IAA على إنتاج الإيثيلين فى قطاعات عنق ورقة الفاصوليا

شكل بيانى يوضح تأثير الكينتين على إنتاج الإيثيلين فى بادرات البسلة

أما تأثير الجبريلينات ، والسيتوكينينات ، وحمض الأبسيسبك ، فهو قليل ، مقارنة بالأوكسينات ، فقد وجد أن هناك تطابقاً بين زيادة الإيثيلين ، الناتج عن المعاملة بحمض الابسبسك ، وقدرة هذا الهرمون على سقوط الأعضاء . وكان Willcoson and Zimmerman (1935) أول من أشارا إلى أن الأوكسين ينظم regulate إنتاج الإيثلين . وقد لوحظ أن الأجزاء النباتية الأعلى تركيزاً من الأوكسينات والجبريلينات النباتية ، هى الأعلى انتاجاً للايثيلين ، وأن الأجزاء النباتية الأعلى تركيزاً من السيتوكينينات ، تتطابق مع الأجزاء النباتية الأعلى إنتاجاً للإيثيلين . ولو أن الإرتباط بالأوكسينات . كان أكثر وضوحاً . فالجانب السفلى للبادرة ، الموضوعة تحت تأثير الجاذبية الأرضية . وكذا الجانب البعيد عن الضوء ، تحت تأثير الجاذبية الضوئية ، أعلى تركيزاً من الأوكسين والإيثيلين ، مقارنة بالجانب الآخر ، كما لوحظ أن إزالة القمم النامية ، وهى مراكز تخليق الأوكسين ، يستتبعه تثبيط أو منع الإيثيلين ، تماماً مثل المعاملة بمضادات الأوكسين . كما وجد أنه لكى يستمر إنتاج الإيثيلين ، لابد من توفير الأوكسين المستمر . ولذلك ، وجد أن المعاملة بالأوكسينات ، الصناعية ، تؤدى إلى إنتاج الإيثلين لفترة أطول . ويرجع ذلك إلى أن الأوكسينات ، الصناعية ، أكثر ثباتاً ، وإستقراراً ، من الأوكسين الطبيعى IAA (IBA , NAA) .

والعلاقة الطردية ، السابق الإشارة إليها ، بين الهرمونات المذكورة ، وإنتاج الإيثلين ، تبدو وأنها متبادلة ، أيضا ؛ ولكنها أكثر وضوحاً ، أيضا ، بين الإيثيلين والأوكسينات . فقد وجد أن المعاملة بالإيثيلين ، تضاعف من تأثير الأوكسينات ، على تثبيط النمو ، وإستطالة الساق والجذر ، وتكوين الجذور على العقل الساقية ، وتحفيز الأزهار فى الأناناس ، وتأنيث الأزهار ، كما يمنع ، أو يثبط ، تكوين الإيثيلين من بعض الإستجابات الفسيولوجية ، التى يسببها وجود الأوكسين ، مثل ؛ استطالة الخلية ، ومنع سقوط الأوراق ، والشيخوخة ، وغيرها .

وتبدو العلاقة بين الأوكسين والإيثيلين وأنها ، مرتبطة ، إنزيمياً ، بمسار تخليق الإيثيلين ، من الحمض الأمينى الميثيونين ، وهو بادئة الطبيعى ، وهى آلية مقترحة ، غير معروفة على وجه التحديد . فقد وجد أن المعاملة بالمثبطات الإنزيمية

Cyclohexamide و Actinomycine يوقف إنتاج ، وتخليق ، الأوكسين ، ويستتبعه إيقاف إنتاج وتخليق الايثيلين تماما .

ومن ناحية أخرى ، وجد أن المعاملة ببعض معوقات النمو ، مثل السيكوسيل CCC وB9 ، أدت إلى خفض إنتاج ، وتخليق ، الإيثيلين . وقد يرجع ذلك ، إلى تأثيراتها على خفض محتوى الأوكسين ، والجبريلين ، فى النبات .

ب – هدم الإيثيلين وتحليله Ethylene Breakdown

عند إستخدام الإيثيلين المرقم ، بالكربون 14 ، فى معاملة النبات ، وتتبع مساره ، لوحظ وجود الإشعاع فى بعض من الأحماض الأمينية ، والبروتينات ، والأحماض الدهنية ، والدهون ، والسكريات ، ومواد أخرى . ولم يتم تحديد مساره الهدمى ، أو مصير تحولاته الغذائية ، حتى الآن . ويبدو أن الوسيلة الرئيسية ، أمام النبات ، للتخلص من آثاره السامه ، الناتجة عن زيادة تركيزه ، لأعلى من التركيز الأمثل ، اللازم له فى النبات ، هو التخلص منه خارج النبات ، عبر الثغور إلى الهواء الجوى. وقد يساهم إتحاده مع منتجات التحول الغذائى الأخرى ، فى تحويله إلى صورة مرتبطة، غير فعالة .

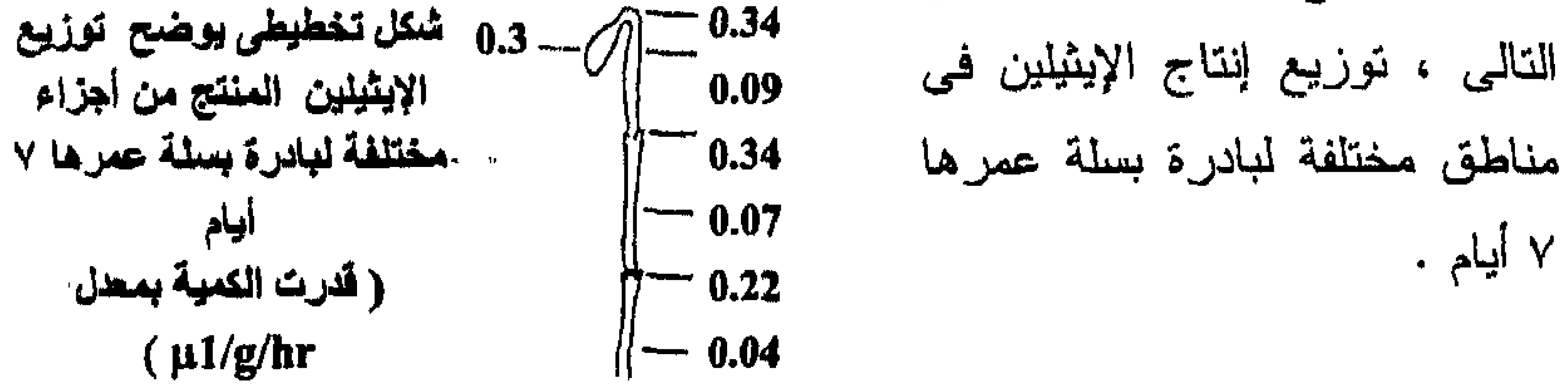
وجود الإيثيلين بالنبات وتوزيعه Occurrence and Distribution

من الثابت الآن ، أن الإيثيلين يخلق طبيعياً ، فى جميع أنسجة النبات ، الخضرية والزهرية ، وكذلك الثمار ، والبذور لمعظم أنواع النباتات . وأنه يقوم بتنظيم النمو فيها، فى جميع مراحل النمو ، أى منذ بدء إنبات البذور ، وحتى مرحلة الشيخوخة أو الموت .

ويزداد تخليق الإيثيلين ، وتكوينه ، فى الأنسجة المرستيمية ، ومناطق العقد. وعادة تتطابق المنطقة ذات الإنتاج الأعلى للإيثيلين ، مع المنطقة ذات الوزن الجاف الأعلى ، وتركيزه فى البراعم الساكنة ، أعلى منه فى البراعم النشطة . وتتناقص الكمية عند تفتح البراعم . والأوراق ، والأزهار ، التى تقترب من الشيخوخة ، فهى أكثر إحتواء على الإيثيلين ، من الأوراق النشطة ، أو الصغيرة . ويزداد إنتاج الإيثيلين عند إكتمال نمو ، ونضج الثمار . ويبدو أن ذلك يرجع لوجود البشرة المتصلبة على

سطح الثمار ، فى الفاكهة ، والتى تعمل كحاجز ، مقاوم لتطاير غاز الإيثلين ، إلى الخارج . وهو ما يفسر وجوده بتركيز مرتفع داخل الثمار عنه فى الجو الخارجى .

ويوضح الشكل التخطيطى التالى ، توزيع إنتاج الإيثيلين فى مناطق مختلفة لبادرة بسلة عمرها ٧ أيام .



شكل تخطيطى يوضح توزيع الإيثيلين المنتج من أجزاء مختلفة لبادرة بسلة عمرها ٧ أيام (قدرت الكمية بمعدل µl/g/hr)

كما تتباين النباتات فى تركيز الإيثيلين بها ، وفى معدل تخليقه . فقد قدرت فى ثمار التفاح بحوالى 2500 جزء فى المليون ، بينما هى فى ثمار الموز حوالى 0.01 فقط .

وإذا كانت جميع الأنسجة النباتية قادرة على تخليق الايثيلين ، فما هى العضيات، أو المراكز الخلوية ، المسئولة عن ذلك ؟ . يرى كثير من الباحثين ، أن العلاقة المباشرة بين التنفس وتخليق الإيثيلين ، وهى علاقة متطابقة ، فى أنسجة ثمار كثير من الفاكهة ، لابد وأن توحى إلى الإعتقاد بان الميتوكوندريات هى المراكز الفعالة لتخليق الايثيلين . فهى مراكز التنفس الهوائى بالخلية ، إلا أن المعترضون على هذا الإقتراح ، يرون أنه إذا كانت الميتوكوندريات هى المسئولة عن التنفس ، وفى نفس الوقت إنتاج الإيثيلين ، فلابد وان يتحقق ذلك فى الميتوكوندريات المفصولة ، وهو ما لم يتحقق . فقد وجد أن الميتوكوندريات المفصولة تعجز عن تخليق الإيثيلين ، رغم إستمرارها نشطة فى التنفس.

طرق التقدير الكمى لغاز الايثيلين Estimation of Ethylene

يختلف الإيثيلين فى خواصه الطبيعية عن الهرمونات النباتية الأخرى ، فى كونه على الصورة الغازية ، تحت درجات الحرارة العادية ، كما أنه ينتشر من الأنسجة النباتية بسرعة ، بالتجريح أو بالإحتكاك . ومن هنا تختلف طرق تقديره عن غيره من الهرمونات . ويوجد العديد من الطرق لتقدير غاز الإيثيلين فى الهواء ، أو العينة النباتية ، نوجزها فيما يلى :

أولاً: طرق التقدير الكيماوى

١- **الأكسدة :** وتعتمد هذه الطريقة على أن أكسدة الإيثيلين ، بعامل مؤكسد قوى ، ينتج عنه ، جليكول إيثيلين ، يمكن تقديره بسهولة .

٢- تكوين مركب معقد من الإيثيلين مع الزئبق .

ثانياً : طرق طبيعية :

ويستخدم فى ذلك أى من الطرق الآتية :

١- الإمتصاص بالأشعة تحت الحمراء .

٢- الفصل اللونى (الكروماتوجرافى) ؛ الغازى ، أو بإستخدام الأوراق أوالطبقة الرقيقة Paper or Thin layer chromatography .

أ) **الفصل الغازى :** ويستعمل فيها كشاف لهب التأين Flame ionization detector وهى أكثر الطرق حساسية ، وأدقها ، ويمكن بها تقدير الإيثيلين فى المادة النباتية ، حتى 3 أجزاء فى المليون .

ب) الفصل على الورق أو طبقة السليكا جل الرقيقة .

ثالثاً : طرق بيولوجية :

وهى طرق غير حساسة ، للكشف عن التركيزات المنخفضة ، من الايثيلين ، وتعتمد، هذه الطرق على التأثيرات الفسيولوجية على النبات ، ومنها :

١) **إنتحاء بادرات البسلة النامية فى الظلام** : وتتم بتنمية بادرات البسلة فى الظلام ، ثم معاملتها بالإيثيلين ، فتنحنى فى إتجاه وضع الإيثيلين ، حيث يعمل على تثبيط نموها. ويمكن تقدير درجة الإنحناء ، كما سبق بيانه . ويعاب على هذا الإختبار أنه أقل حساسية عن غيره من الاختبارات الحيوية .

٢) تأثير الإيثيلين على معدل التنفس فى ثمار الليمون :

وذلك بإضافة الايثيلين إلى أجزاء معلومة الوزن من ثمار الليمون ، وقياس معدل نموها وتنفسها ، بالطريقة التقليدية المعروفة . وفيها يتناسب معدل النمو مع تركيز الإيثيلين المضاف .

٣) منع تزريع درنات البطاطس :

عند إضافة الإيثيلين ، بتركيزات متدرجة ، إلى درنات البطاطس ، فإنه يمنع تزريعها لفترات ، تتناسب مع زيادة التركيز .

إنتقال الإيثيلين وإنتشاره Transport and distribution of Ethylene

ينتقل الإيثيلين من الأنسجة النباتية ، بسهولة ، عن طريق الإنتشار ، وخلال المسافات البينية بين الخلايا ، وخلال الثغور ، أو العديسات ، إلى الجو الخارجى ، وذلك في النباتات المتصلة . وقد وجد أن الإنتشار يكون فى إتجاه المحور الطويل للنبات ، أسرع منه فى الإتجاه العرضى .

ويمكن أن ينتشر الإيثيلين على صورته الغازية ، كما يمكن له أن ينتشر فى صورة ذائبة مع العصير الخلوى ، أو من خلال ذوبانه فى فوسفوليبيدات الأغشية الخلوية . وفى مثل هذه الحالة الأخيرة ، لا تعتمد الحركة على الطاقة المنفردة من عملية التنفس ، أى أنها حركة ، سلبية ، غير نشطة . وهى حركة ليست مقيدة ، أى تتم فى إتجاهات غير محددة ، أو واضحة . وفى الثمار ، ينتشر الإيثيلين إلى خارج النبات ، إما عن طريق الطبقة السطحية للثمرة ، أو عن طريق الجزء المتبقى من العنق ، بعد قطف الثمار . ويعتمد ذلك ، على طبيعة ، ونوع النسيج النباتى ، الذى يتم من خلاله عملية الانتشار .

الفصل التاسع والعشرون

الأدوار الفسيولوجية للإيثيلين فى حياة النبات

Physiological Roles of Ethylene in the Plant Life

- التأثيرات المورفولوجية الظاهرة على النمو :

كمون البذرة – إنبات البذور ونمو البادرات – سكون البراعم والدرنات والأبصال – تمدد جدر الخلايا – طور الراحة فى براعم الأشجار – التأثير على النمو الخضرى والمجموع الجذرى – تكوين الجذور العرضية – تكوين الكالوس – التضخم والإنتفاخ وتدلى الأوراق سفلياً – تكوين الريشة الخطافية .

- التأثيرات الفسيولوجية :

هدم وتخليق الصبغات – التساقط – الشيخوخة – إرتشاح العصارة النباتية واللبن النباتى – الإنتحاءات ومعادلة تأثير الجاذبية الأرضية – الإزهار والنسبة الجنسية – التنفس .

- تأثيرات على المحصول .

نضج الثمار .

الفصل التاسع والعشرون

الأدوار الفسيولوجية للإيثيلين فى حياة النبات

Physiological Roles of Ethylene in the Plant Life

يؤثر الإيثيلين على معظم العلميات الفسيولوجية المختلفة فى النبات ، بدءً من كسر كمون البذرة ، وإنباتها ، حتى تمام نضج الثمار . وقد تكون هذه التأثيرات راجعة للإيثيلين بمفردة ، أو بالتعاون مع هرمونات أخرى . كما وجد أن التأثيرات التى تنسب للأوكسينات ، قد تحدث تحت تأثير الإيثيلين ، سواء كان هذا التأثير بفعل الإيثيلين بمفردة ، أو بالتعاون مع الأوكسينات .

ويمكن تلخيص أهم الأدوار الفسيولوجية للايثلين فى حياة النبات فى :

أولاً – تأثيرات مورفولوجية ظاهرة على النمو :

١– كمون البذرة . ٢– انبات البذرة ونمو البادرة .

٣– سكون البراعم والدرنات والأبصال . ٤– تمدد جدر الخلايا .

٥– طور الراحة . ٦– النمو الخضرى والمجموع الجذرى .

٧– تكوين الجذور العرضية . ٨– تكوين الكالوس

٩–التضخم والإنتفاخ ، وتدلى الأوراق سفلياً Epinasty . و تكوين المحاليق .

١٠– تكوين خطاف الريشة .

ثانياً – تأثيرات فسيولوجية :

١– هدم وتكوين الصبغات . ٢– التساقط .

٣– الشيخوخة . ٤– إرتشاح العصارة النباتية واللبن النباتى .

٥– الإنتحاءات . ٦– الإزهار والنسبة الجنسية .

٧– التنفس .

ثالثاً : تأثيرات على المحصول :

– نضج الثمار .

أولاً – التأثيرات المورفولوجية الظاهرة على النمو :

١- كمون البذرة Seed dormancy

دعت الملاحظة بأن البذور النشطة فسيولوجياً تحتوى على تركيز من الإيثيلين أكثر مما تحتوية البذور الساكنة ، إلى إستخدام الإيثيلين فى كسر الكمون ، لكثير من البذور النباتية ، كما فى حبوب النجيليات ، وبذور الفول السودانى ، والفراولة ، والتفاح ، وغيرها من البذور الكامنة . وقد إستغلت هذه الظاهرة فى مقاومة الحشائش ، والأعشاب الضارة ، مثل Striga ، عن طريق معاملتها بالإيثيلين ، لدفع ، أو تحفيز ، بذورها ، وحبوبها ، للإنبات قبل زراعة المحصول الأصلى . ويبدو أن كسر كمون البذرة باستخدام الايثيلين ، ذو علاقة بالتوازن الهرمونى الداخلى بالبذرة ، وقد يكون مختصاً فى كسر الكمون الكيمائى أوالفسيولوجى . ويتشابه تأثير الإيثيلين ، فى ذلك ، مع تأثير الجبريلين والكينتين .

٢- إنبات البذور ونمو البادرات :

وجد أن البذور المستنبته ، والبادرات النامية ، تحتوى على كميات مرتفعة نسبياً، من الإيثيلين ، كما وجد أن محاور الأجنة أكثر إحتواء على الإيثيلين من الفلقات . وقد أدى ذلك إلى الإفتراض بأن الإيثيلين له دور تنظيمى ، أثناء نمو الأنسجة الجنينية ، عند الإنبات ونمو البادرة . والعلاقة هنا عكسية ؛ بمعنى أن إنخفاض معدل تخليق الإيثيلين ، فى النسيج ، يكون مصحوباً بإرتفاع معدل نموه . كما أن زيادة تكوين الإيثيلين تكون مقترنة بإنخفاض معدل نمو النسيج .

٣- سكون البراعم والدرنات والأبصال Dormancy of buds , tubers and bulbs

وجد أن تعريض درنات البطاطس للإيثيلين ، لفترة محدودة ، حفز من كسر سكون براعمها ، والإسراع من نموها . وبإطالة فترة التعريض ، تعود البراعم النشطة، إلى حالة سكونها مرة أخرى . وقد أستغلت هذه الظاهرة ، فى كسر سكون البراعم فى الريزومات ، والكومات ، والدرنات الأخرى ، والأشجار الخشبية مثل ؛ البتولا وغيرها .

٤ – تمدد جدر الخلايا : Cell wall enlargement

يزيد الإيثيلين من التمدد الجانبى للخلايا ، ويرجع ذلك إلى تغييره لطبيعة هذه الجدر ، وإنتاج الإنزيمات المحللة لبعض مكوناته ، مثل ؛ انزيم السيليوليز ، البكتينيز ، ونتيجة لهذا التأثير ، فإن فعالية الإيثيلين فى زيادة النمو العرضى ، للأنسجة الواقعة تحت منطقة الأوراق ، أى عند قواعد الأوراق ، تساعد البادرات على تحمل الضغط الواقع عليها ، من حبيبات التربة ، أثناء الإنبات ، وذلك بزيادة سمكها ، وبالتالى ، زيادة قوتها الميكانيكية ، والتقليل من ضرر إحتكاكها بحبيبات التربة . ولقد وجد أن نبات البطاطس ، المعامل بالإيثيلين يقل طول الساق فيها ، ويزداد فى السمك ، وذلك نتيجة زيادة سمك طبقتى البشرة والقشرة .

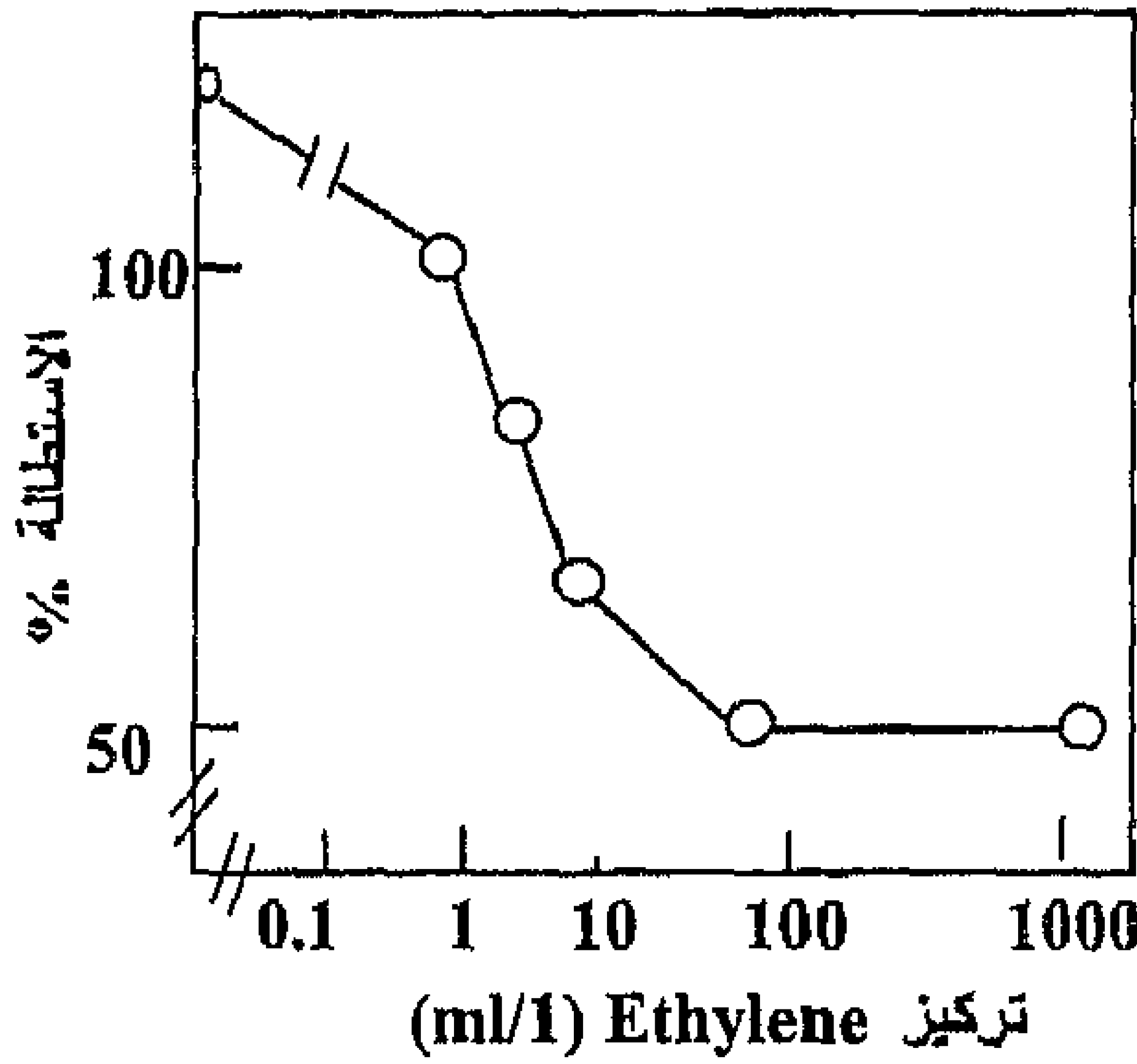
٥ – طور الراحة فى الأشجار : Rest period

يؤثر الإيثيلين بتأثيرات مختلفة ، على كسر طور الراحة بالنبات . ويتركز تأثيره ، أساساً ، على براعم الأشجار الخشبية ، أو المعمرة ، والعقل الخشبية ، وخاصة ذات الأنسجة الإختزانية . ويتوقف تأثير الإيثيلين على التركيز ، وفترة المعاملة . فعند إضافة الإيثيلين ، للأجزاء النباتية ، بتركيزات منخفضة ، ولفترات قصيرة ، يحدث تأثير منشط (أى يمكن به كسر طور الراحة) ، بينما إضافة الإيثيلين للأجزاء النباتية ، بتركيزات مرتفعة ، ولفترات طويلة ، فإنه يمنع خروج البراعم من طور الراحة ، وتظل ساكنة .

٦ – التأثير على النمو الخضرى والمجموع الجذرى Vegetative growth and Root system

أ – التأثير على ذوات الفلقتين :

فى ذوات الفلقتين ، لوحظ أن المعاملة بالإيثيلين ، أدت إلى تثبيط النمو الطولى للساق والجذر . والعلاقة هنا علاقة عكسية ، فكلما زاد تركيز الإيثيلين كلما نقص الطول ، كما يوضحه الشكل التالى .



رسم بيانى يوضح تأثير الإيثيلين على نمو قطاعات ساق البسلة الطولى

ويزول الأثر التثبيطى للإيثيلين ، على نمو الساق والجذر ، بزوال المؤثر ، بينما وجد أن المعاملة بالإيثيلين أدت إلى زيادة الساق والجذر فى القطر ، وهو ما يعوّض النقص فى الطول . ولذا لا يؤخذ الوزن كمؤشر للنمو .

ويرجع تأثير الإيثيلين فى زيادة محيط الساق والجذر ، إلى تاثيره على إستطالة ، الخلايا فى إتجاه المحور الضيق للخلية ، وليس إنقسام الخلايا . فالإيثيلين لا يؤثر على إنقسام الخلايا ، بقدر تأثيره على إستطالتها ، فى الجانب العريض ، مسبباً إنتفاخ الجذر والساق جانبياً . وهنا نتساءل ما هى الأنسجة الخلوية فى الساق ، أو الجذر ، التى تتأثر بالإيثيلين ؟ .

وجد أن خلايا القشرة ، هى التى تتأثر ، غالباً . وهى خلايا بارنكيمية ، أى حية بالغة ، تستجيب للإستطالة . كما يمكنها أن تعاود قدرتها على الإنقسام ، فى ظروف خاصة ، ليست هى بوجود الإيثيلين من عدمه . ففى التجارب التى أجريت على نسيج القشرة ، فى البسلة ، وجد أن الإيثيلين يقلل ، أى يثبط ، من إستطالة الخلايا فى إتجاه المحور الطويل للنبات ، وينشط من إستطالتها فى اتجاه المحور العريض ، أو الضيق . ولذا يختفى أثر التثبيط الواضح للإيثيلين ، حيث يعوّض النقص فى الطول ، بالزيادة فى العرض ، لذات الخلية .

ويتضح أثر الإيثيلين فى تثبيط خلايا نمو الساق والجذر طوليا ، وتنشيطها عرضياً ، بدرجة أوضح فى الظلام ، عنه فى الضوء . وهنا نعيد ، أن الإيثيلين ذو أثر مؤقت ، يزول بزوال السبب ، وتأثيره على الزيادة العرضية ، والإنتفاخ الجانبى ، أو التورم ، مع زيادة محيط الساق أو الجذر ، ليس بطويل المدى ، بل يزول ، أيضاً، بزوال السبب . كما يمكن إنعكاس تأثيراته ، بإضافة ثانى أكسيد الكربون .

ويرجع إستطالة الخلايا عرضياً ، إلى أثر الإيثيلين على خفض تكوين مادة الجدار (البكتين والسيليلوز) فى مثل هذه الخلايا ، مع زيادة مرونتها . ويؤكد ذلك ، التجارب التى أستخدم فيها الكربون المشع ، مع الجلوكوز المرقم ^{14}C ، فلم يلاحظ وجود الإشعاع فى مواد الجدار . ورغم ذلك ، فقد لوحظ أن ترسيب لويفات السليلوز الجديدة المتكونة ، يتم فى الإتجاه المعتاد ، أى فى إتجاه المحور الطويل للنبات ، وليس

فى إتجاه المحور العرضى . كما يمكن إرجاع أثر الإيثيلين إلى زيادة معدل التنفس فى مثل هذه الخلايا .

ويرى البعض ، أن أثر الإيثيلين فى زيادة إستطالة الخلايا عرضياً ، لا يرجع إلى تاثيره على تشرب وإمتصاص الماء ، بواسطة الخلايا المستطيلة . إلا أنه ربما قد يرجع إلى زيادة معدل التنفس .

وإذا كان تاثير الإيثيلين على نمو الجذر والساق مؤقتاً ، فإن تاثيره على الأوراق هو تأثير دائم . فالإيثيلين يثبط تمدد الورقة ، ونموها ، ويصاحب ذلك ، عادة ، إلتفافها وإنثنائها ، وقد تظهر بعض الأوراق مشوهة ، وتظل كذلك ، حتى بزوال المؤثر . فإذا زال أثر الإيثيلين ، ظهرت الأوراق الجديدة طبيعية .

ب- التأثير على نمو ذوات الفلقة الواحدة :

إختلفت نتائج البحوث الموضحة لأثر الإيثيلين على نمو ساق ، وجذور ، وأوراق ، ذوات الفلقة الواحدة ، بإختلاف النوع النباتى ، وظروفه البيئية ، والفسيولوجية . ففى النباتات اليافعة ، يبدو أن أعضائها غير حساسة للإيثيلين ، على عكس البادرات الصغيرة . فقد وجد أن التركيز المرتفع من الإيثيلين يكبح ، أو يمنع ، النمو الطولى لاغمادها الورقية ، وسوقها ، عدا نباتات الشعير والأرز ، والتى يحفز فيها الإيثيلين من نموها ونشاطها . وقد عزى ذلك ، إلى أثر الإجهاد المائى فى الأولى، والغدق فى الثانية ، على زيادة تركيز وتخليق الإيثيلين . وهو ما يسبب زيادة مقاومة، وتحمل ، مثل هذا النباتات ، لتلك الظروف ، على خلاف النباتات الأخرى . كما أنه المسئول عن نمو البادرات في ذوات الفلقة الواحدة ، وظهورها فوق سطح التربة ، كوسيلة لحماية البرعم الطرفى .

٧- تكوين الجذور العرضية Adventitious root formation

يشجع الإيثيلين من تكوين الجذور العرضية على العقل الساقية ، فى التكاثر الخضرى ، كما فى حالة الأوركيدات ، إلا أن تأثير الإيثيلين لا ينحصر عند قواعد العقل المورفولوجية ، كما فى الأوركيدات ، ولكن قد يمتد على طول محور العقل . وقد أستغل ذلك فى عمليات الترقيد الهوائى ، فى الأغصان المتصلة بالنبات الأم . كما

وجد أن الإيثيلين ، مثله فى ذلك مثل الأوكسين ، يحفز تكوين الجذور العرضية ، على السويقة تحت الفلقية لنبات فول المانج mung bean ، وأن تأثيرهما ، معاً ، هو تأثير تعاونى synargistic أو إضافى Additive ، أى يحفز كل منهما الآخر ، أو يضيف لأثر الآخر . ولا يقتصر التأثير المشجع للإيثيلين على تكوين الجذور العرضية فقط ، ولكن يمتد إلى زيادة تفريغ الجذور ، وتشجيع ، أو تحفيز ، خروج الجذور الثانوية ، والشعيرات الجذرية . وقد أستغل ذلك ، إقتصادياً ، فى تحفيز تكوين الجذور العرضية، على الأجزاء الخضرية الأخرى ، خلاف العقل ، المستخدمة فى التكاثر الخضرى ؛ مثل الأوراق ، وبعض التركيبات الزهرية المفصولة.

٨- تكوين الكالوس Callus formation

وجد أن الإيثيلين يشجع من تكوين نسيج الكالوس ، فى الأجزاء المفصولة explants ، لحمايتها من المؤثرات البيئية ، وقد أستغل ذلك ، إقتصادياً ، فى مزارع الأنسجة النباتية .

٩- التضخم والانتفاخ Hypertrophy and intumescences ، وتدلى الورقة سفلياً Epinasty

يبدو أن الإيثيلين هو المسئول عن تضخم ، وإنتفاخ ، الأنسجة المحيطة بفتحات العديسات ، حتى تساعد هذه الفتحات فى التبادل الغازى ، بين الجو الخارجى ونسيج قلف الأشجار . وبذلك تبدو الأنسجة بشكل منتفخ ، أثناء تكوين العديسات ، وتلاشى البروتوبلاست ، وإضمحلال الجدر الخلوية المحيطة بالعديسة .

والأوراق حساسة للإيثيلين حتى أقل من 0.1 جزء فى المليون . وتحت تأثير الإيثيلين تنحنى الأوراق سفلياً . ويبدو ، أيضاً ، أن إنتفاخ الخلايا فى الجزء العلوى من عنق الأوراق ، فى الأشجار مستديمة الخضرة ، قد يرجع إلى وجود الإيثيلين ، فتتضخم الخلايا ، قبل إضمحلال البروتوبلاست فيها ، و قبل تحلل جدرها الخلوية ، مما يجعل هذه المنطقة هشة وضعيفة . وينتج عن ذلك ، تدلى الأوراق ، وتهدلها إلى أسفل ، قبل السقوط . وهو ما يعرف بتضخم الورقة الابنستى ، أو تدلى الورقة Epinasty . و يؤكد ذلك ، ما يحدث فى أوراق النباتات المعاملة بالإيثيلين ؛ مثل أوراق الطماطم ، والبطاطس ، والبسلة ، وعباد الشمس ، وغيرها .

ويرى المعارضون لأثر الإيثيلين في ذلك ، أن تدلي الورقة ، وإنحنائها سفلياً Epinasty ، لا يرجع لأثر الإيثيلين فقط . وأن هذه الظاهرة ليست ثابتة ، في جمع النباتات ، والحالات . فأوراق نباتات الفلقة الواحدة لا تستجيب للإيثيلين . والأوراق النشطة الصغيرة ، أكثر إستجابة من الأوراق المسنة ، على غير المتوقع . وأن هناك مواد أخرى ، تحدث نفس أثر الإيثيلين ، اى تسبب الإنحناء السفلي ؛ مثل المعاملة بكبريتيد الهيدروجين ، والأمونيا ، وأول أكسيد الكربون ، والفورمالدهيد ، كما تحدث الظاهرة في الظروف البيئية الغير مناسبة ، مثل الإجهاد المائى ، والملحى ، والحرارى ، والإنتحاءات . بل أكثر من ذلك ، فقد وجد أن إنحناء الورقة ، وتدليها سفليا ، يحدث تحت تأثير الأوكسين . وفي الغالب ، يستغرق ظهور هذه الأعراض ، تحت تأثير هذه المعاملات المختلفة ، فترة زمنية ، تتراوح بين 1 – 3 ساعات . كما يمكن إنعكاس تأثير هذه العوامل ، بعد إزالة السبب . حيث تأخذ الورقة التوجيه العادى ، المرتبط وراثياً باللولب الوراثى ، وزاوية الإنفراج المعروفة لكل نوع نباتى .

وإذا كان الإيثيلين هو المسبب حقا لإنحناء الورقة ، وتدليها إلى أسفل ، فلماذا يفشل الإيثيلين في إحداث هذا الأثر ، في الأوراق المفصولة ، إذا وضعت مقلوبة ، كما في أوراق الطماطم الحساسة للايثيلين ؟ .

ولذا يرى آخرون ، أن ما يحدثه الإيثيلين من تغيير توجيه الأوراق ، وإنحنائها لأسفل ، ربما يكون نتيجة ، وليس سبباً مباشراً ، فوجود الإيثيلين ، أو زيادة تركيزه ، يؤدى إلى هجرة الأوكسين ، من الجانب السفلي إلى الجانب العلوى ، لعنق الورقة ، وهو ما يترتب عليه ، إستطالة الجانب العلوى ، بمعدل أكبر ، من الجانب السفلي للعنق، فتنحنى الورقة إلى أسفل ، وتتدلى بعيداً عن وضعها الطبيعي . إلا أن الآلية التى يعمل بها الإيثيلين ، في التضخم ، سواء كانت للعديسات أو الأوراق وتدليها غير مفهومة على وجه الدقة .

١٠- تكوين الريشة الخطافية Plumular hook formation

يلاحظ عند إنبات بذور ذوات الفلقتين ، ذات الإنبات الهوائى ، والتى فيها يكون معدل إستطالة السويقة الجنينية السفلي أكبر من معدل إستطالة السويقة الجنينية العليا (فوق الفلقية) مثل ؛ البسلة ، إنحناء قمة الريشة بشكل خطافى Plumular hook

curvatior قبل بزوغها فوق سطح التربة ، لتتمكن من مقاومة الضغط الميكانيكى ، لغطاء التربة ، وعدم الإضرار بالنبت الناتج . ويتضح ذلك ، بجلاء ، إذا تم الإنبات فى الظلام . وهى ميزة حيوية ، تعمل على حماية طرف الريشة من التلف ، أو الإحتكاك ، القاسى ، بحبيبات التربة . وقد لوحظ أن الجزء العلوى للسويقة الجنينية فوق الفلقية ، فى المنطقة الخطافية ، تكون أكثر سمكاً ، من الجزء السفلى للقمة الخطافية مباشرة . ويرى الكثيرون ، أن أسباب هذا الإنحناء، وصلابة الجزء العلوى عن السفلى ، فى المنطقة الخطافية ، يرجع إلى وجود الإيثيلين، وتركيزه ، بدرجة أكبر ، فى الجزء العلوى . مما يترتب عليه ، زيادة تركيز الأوكسين. حيث أن العلاقة بين الإيثيلين وتخليق الأوكسين ، علاقة طردية . ويؤدى زيادة الأوكسين ، فى الجانب العلوى ، عن السفلى ، إلى النمو الغير متماثل للمنطقة الخطافية ، لصالح الجانب العلوى ، الذى تتمدد خلاياه قطريا . ويصاحب ذلك ، عادة ، زيادة قوة شد البادرة ، وبزوغها خارج سطح التربة ، وتعريضها للضوء . ولما كان الضوء ذو تأثير سلبى على إنتاج الإيثيلين ، فيقل تركيزه ، وتستقيم المنطقة الخطافية . وبإعادة التوزيع المنتظم لخلايا الريشة ، تستمر فى النمو الطولى .

ومما يؤكد الدور الذى يلعبه الإيثيلين فى ذلك ، أن تعريض البادرات المنحنية ، وقبل إستقامتها ، للإيثيلين ، أى زيادة تركيزه ، تفشل القمة الخطامية فى الإستقامة، والتفتح ، حتى ولو كانت فى االضوء . كما أن إضافة برمنجات البوتاسيوم للبادرات الخطامية ، وهى مادة شرهة لإمتصاص الإيثيلين ، تؤدى إلى تفتح القمة الخطامية ، حتى ولو كانت فى الظلام . ويؤدى إضافة الأوكسين إلى نفس النتيجة ، للعلاقة الموجبة بين الإيثيلين والأوكسين.

وهنا يتساءل البعض ، هل جميع أطياف الضوء المرئى لها نفس التأثير ؟

أوضحت التجارب ، التى أجريت للإجابة على هذا التساؤل ، أن أطياف الضوء الأحمر ، عند طول موجه 660 نانومتر ، هى أكثر الاطياف تأثيراً على تفتح المخطاف . ويمكن عكس تأثير أطياف الضوء الأحمر ، بتعريض البادرات إلى أطياف الضوء الأحمر البعيد ، عند طول موجة 730 نانومتر ، ويبدو أن آلية نظام صبغة الفيتوكروم ، هى الآلية المقدمة ، لتفسير عمل الإيثيلين ، أو قد يكون الفيتوكروم وسيطاً ، لحدوث هذه الظاهرة .

ثانياً : التأثيرات الفسيولوجية Physiological effects

١ – هدم وتخليق الصبغات Breakdown and Synthesis of Pigments

من أهم مظاهر الشيخوخة ، إضمحلال اللون الأخضر وتأكسده . وقد وجد أن ذلك مرتبط ، بدرجة أو بأخرى ، بزيادة تركيز ، أو تخليق ، الإيثيلين . وهو الذى يسبب إرتفاع درجة نشاط إنزيم الكلوروفيليز Chlorophylase ، المسئول عن هدم الكلوروفيل وأكسدته .

كما وجد أن معاملة النبات بالإيثيلين ، أو بالإيثريل ، سببت خللاً ، واضحاً ، فى التركيب البنائى ، والخواص الفسيولوجية للكلوروفيلات ، فى البلاستيدات الخضراء . إلا أن آلية ذلك غير معلومة بالضبط .

ولا يؤثر الإيثيلين على صبغات البلاستيدة الأخرى ، المصاحبة للكلوروفيلات. فالكاروتينيدات لا تتأثر بوجود الإيثيلين ، على عكس مجموعة صبغات الفجوة العصارية ، وخاصة الأنثوسيانينات ، حيث يزيد الإيثيلين من معدل تخليقها وتراكمها .

وقد إستغلت هذه المظاهر تجارياً ، فى معاملة ثمار الفاكهة الخضراء اللون ، كالموز ، والمانجو ، و البرتقال ، والعنب ، والطماطم . فقد وجد أن معاملة الثمار الغير ناضجة بالإيثيلين ، أو الإيثريل ، تؤدى إلى أكسدة الكلوروفيلات الخضراء اللون، فتظهر الصبغات المساعدة واضحة جلية ، حيث يتبين اللون الأصفر للكاروتين ، والبرتقالى للزانثوفيل ، والأحمر مع الليكوبين ، وجميعها ألوان مميزة لمجموعة الكاروتنيدات ، وهى صبغات غير ذائبة فى الماء . كما تسبب معاملة ثمار العنب بالإيثيلين ، زيادة محتواها من صبغات العصير الخلوى ، وخاصة الانثوسيانينات الحمراء اللون ، فى الوسط الحامضى ، مما يزيد من قيمتها الإقتصادية ، ويرفع من قيمة الثمار تجارياً .

٢ – التساقط Abscission

الأوراق :

يشجع الإيثيلين من تساقط الأوراق ، من على الساق ، قبل موعد التساقط الطبيعى . وقد أشارت الأبحاث ، العديدة ، أنه توجد علاقة قوية بين بدء التساقط الطبيعى ، والزيادة فى انتاج الايثيلين فى الأنسجة ، ومما يثبت هذه العلاقة ، أن

المعاملة بالمركبات التى تسبب تساقط الأوراق ، يزيد من إنتاج الإيثيلين ، فى النسيج المعامل .

كما أن الأوراق المسنة ، تنتج كمية من الإيثيلين أكبر ، من الأوراق الحديثة التكوين ، ويقترن ذلك ، عادة ، بإنخفاض تركيز الأوكسين . وهى بذلك ، أى الأوراق المسنة ، أكثر حساسية لمزيد من الإيثيلين ، وتسقط أسرع من الأوراق الحديثة التكوين.

ويرجع الدور الذى يلعبه الإيثيلين ، فى الإسراع من تساقط الأوراق ، قبل موعد سقوطها الطبيعى ، إلى أثر الإيثيلين فى واحد ، أو أكثر ، من العوامل الآتية :

١- كبح ، أو منع ، إنتقال الأوكسين ، من نصل الورقة ، إلى خلايا ، وأنسجة ، منطقة الإنفصال ، عند قاعدة العنق .

٢- زيادة نشاط إنزيم IAA oxidase ، الذى يحفز أكسدة الأوكسين الطبيعى ، فينخفض تركيزه .

٣- زيادة تخليق ، ونشاط ، إنزيم Cellulase و Pictinase ، وهما يحفزان تحليل مكونات جدار الخلايا (السليلوز والبكتين) فى منطقة إنفصال الورقة .

ويرى البعض ، أن زيادة الإنزيمات المحللة للجدار الخلوى ، يتولد عنها زيادة معدل التنفس ، والتخليق الحيوى للبروتينات ، فتستجيب الخلايا للإيثيلين ، الذى يسرع من الشيخوخة ، وتكوين طبقة الإنفصال . ويرجع هذا التأثير إلى الأثر الفسيولوجى للأوكسين ، حيث ينبه ، أو يشجع ، التخليق الحيوى للإيثيلين ، فيزداد تركيزه فى منطقة الإنفصال . وهو الذى ينبه ، أو يحفز ، نشاط إنزيم السليلوليز ، والبكتنييز ، لتحليل الجدر الخلوية .

ولاشك فى أن تأثير الإيثيلين ، على زيادة إنتاج ، ونشاط ، إنزيمات مكونات الجدار ، هو أهم هذه الأدوار الثلاث ، ويلقى تأييداً قوياً ، من خلال الدراسات التى أستخدم فيها المثبطات الانزيمية . فقد وجد أن إضافة الأكتينومايسين ، وسيكلوهكسامايد للأوراق ، قبل معاملتها بالإيثيلين ، مدة كافية (4 – 6 ساعات) أدى إلى تثبيط نشاط إنزيم السليوليز ، ومنع تأثير الإيثيلين ، من تساقط الأوراق . وهو ما

يوحى بأهمية التوجه الخلوى ، لتكوين الحمض النووى الريبوزى الرسول mRNA ، والبروتينات اللازمة للأوراق ، حتى موعد سقوطها الطبيعى .

الأزهار

تتشابه آلية ، وأسباب ، تساقط الأزهار ، كثيراً مع آلية ، وأسباب ، تساقط الأوراق . **فقد لوحظ أن الأزهار ، وخاصة الأوركيدات ، تنتج كمية كبيرة من الإيثيلين** الطبيعى ، قبل ذبولها الطبيعى . ويمكن منع هذا الذبول ، أو إنعكاس تأثيره ، بإضافة برمنجات البوتاسيوم ، التى تساعد فى إمتصاص الإيثيلين ، الذى تنتجه الأزهار ، أو تقلل من تركيزه ، حيث تظل الأزهار طازجة لفترة أطول . كما أمكن إستعمال أول أكسيد الكربون لهذا الغرض ، وقد أستغل ذلك ، إقتصادياً ، فى حفظ الأزهار المقطوعة طازجة ، أثناء النقل ، وحتى البيع .

كما وجد أن تأثير الإيثيلين لا يتوقف عند إسراع تساقط الأزهار فقط ، ولكن يمنع من تفتح البراعم الزهرية . وإن كانت منفتحه ، يعمل إضافة الإيثيلين على غلقها. والتأثير هنا ، يتم بسرعة ، وبصورة مؤقته ، أى يزول بزوال السبب . كما يسبب الإيثيلين ، جفاف بتلات الزهرة ، وتغيير لونها ، وتساقطها .

وتعتبر أزهار الأوركيدات ، والورديات ، والقرنفليات ، أكثر الأزهار حساسية للإيثيلين المضاف خارجياً ، بينما أزهار الداليا Dahlia ، أقل حساسية . ويبدو ، أن ذلك يرجع إلى أن تخليق الإيثيلين يحفز ، ذاتياً ، داخل الأزهار ، بإضافة الإيثيلين من الخارج ، ولو بتركيز أقل من 1 جزء في المليون . فهذا التركيز ، يكفى لتحفيز تخليق الإيثيلين الطبيعى داخليا ، فيتراكم إلى الحد المسبب للتساقط . وهو الذى يفسر الضرر الذى يلحق بأزهار مثل هذه النباتات ، المنزرعة بجوار المناطق الصناعية ؛ حيث يوجد الإيثيلين فى الهواء الجوى المحيط ، ضمن أبخرة ، ونفايات ، وملوثات المصانع.

٣- الشيخوخة Senescences

يعتبر الإيثيلين هو المنظم الرئيسي للشيخوخة ، فزيادة تركيزه تسرع منها . وأهم مظاهرها ، أكسدة ، وإضمحلال ، الكلورفيلات ، مما يظهر لون الكاروتينيدات

المصاحبة ، فتصبح الأوراق صفراء اللون . وتفقد بتلات الأزهار لونها الطبيعى ، ثم تجف ، ويتبع ذلك ، عادة التساقط .

ويختلف تأثير الإيثيلين على التساقط ، عنه فى الشيخوخة ، فهما عمليتان فسيولوجيتان ، ومستقلتان عن بعضها البعض ، فى بعض النباتات . أو قد يشترك التأثير على العمليتين معاً ، ويتصاحبتان فى نباتات أخرى .

ومما يؤكد أن الإيثيلين هو المنظم الرئيسى لشيخوخة الأوراق ، والأزهار ، زيادة نشاط إنزيم الكلوفيليز Chlorophylase فى وجود الإيثيلين . وعادة ما يصاحب الإصفرار فى الأوراق ، وتغير لون بتلات الأزهار ، إضمحلال الحمض النووى الريبوزى RNA ، وتحلل البروتينات ، ونقص مستوى الأوكسينات بها ، إضافة إلى أنه يمكن منع مظاهر الشيخوخة ، أو كبحها ، بإضافة الأوكسين المستمرة ، أو ثانى أكسيد الكربون ، وقد أكدت دراسات إستخدام المثبطات الإنزيمية ، هذا الاتجاه تماماً .

٤- إرتشاح العصارة النباتية واللبن النباتى Excudation of sap and latex

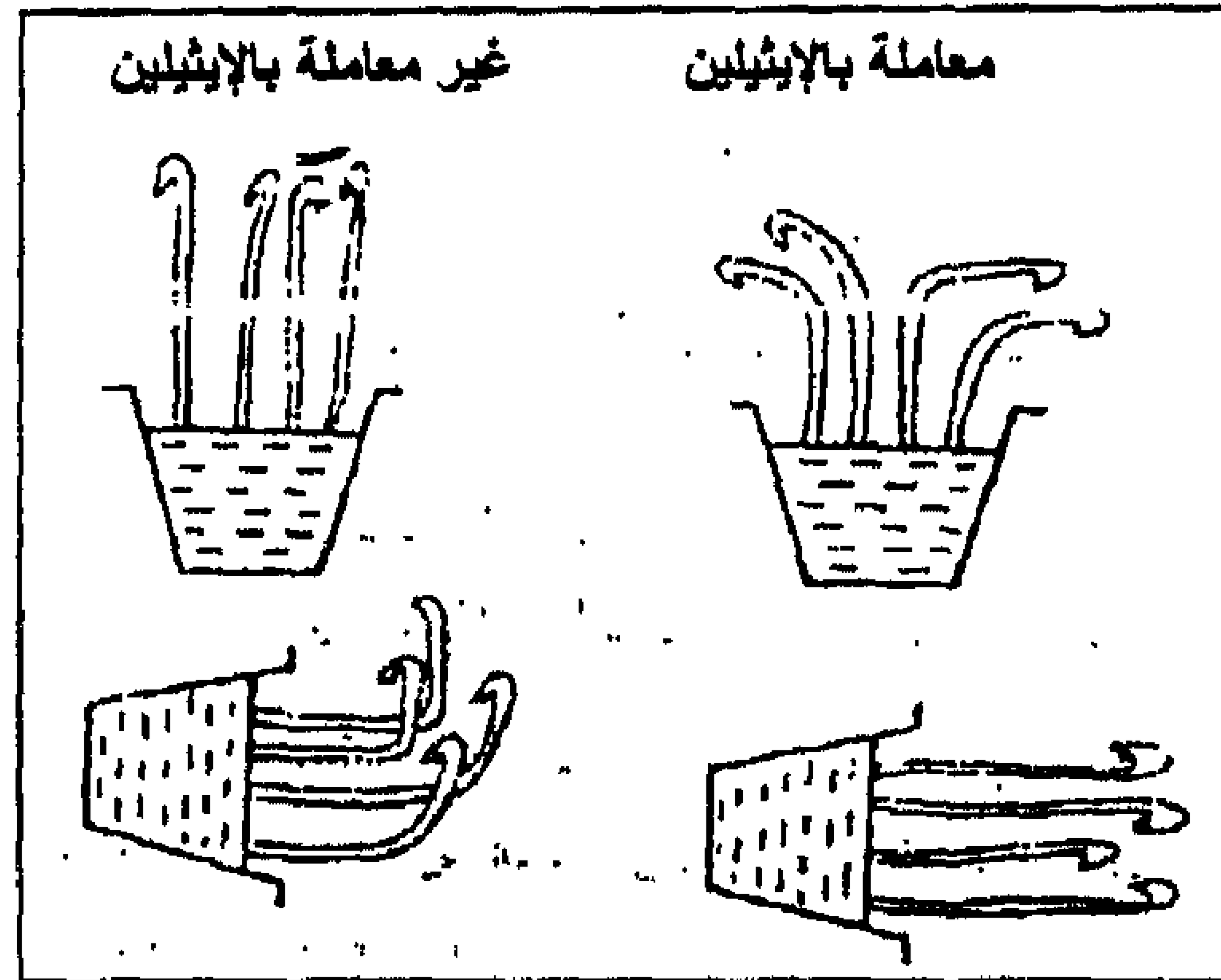
وجد أن المعاملة بالإيثيلين ، أو بالإيثريل ، قد حفز كل من الظواهر الآتية : أ- الإدماع ، وهو خروج العصارة من فتحات الثغور المائية hydathodes فى قمم الأوراق كما فى الفجل ، والنجيليات . ٢- إفراز المواد الصمغية من عديسات السوق أو الفروع ، كما فى الخوخ ، والمشمس ، وغيرها . ٣- زيادة مدة إرتشاح ، وتسهيل سريان ، اللبن النباتى ، كما فى نبات التين المطاط ، رغم عدم تأثيره على الكمية الكلية المفرزة . ٤- عدم سد فتحات القنوات اللبنية ، أو الجروح ، أو الشقوق المصنوعة فى السوق الخشبية للنباتات المنتجة .

ومما يؤكد الدور الذى يلعبه الإيثيلين فى ذلك ، أن المعاملة بمركب 2.4.5 trichloro phenoxy acetic acid تسبب نفس الظواهر السابقة ، ويرجع ذلك إلى تأثيرها على تخليق الايثيلين .

٥- الإنتحاءات و معادلة تأثير الجاذبية الأرضية Geo Tropisms

وجد أن الإيثيلين يعادل تاثير الجاذبية الأرضية ، لكثير من النبات ، فعند وضع بادرة نبات ما أفقياً ، وتركها مدة ، تنحنى الريشة عكس الجاذبية الأرضية ، إلى أعلى، بإعتبارها سالبة الجاذبية الأرضية ، بينما ينحنى الجذير إلى أسفل ، على إعتباره موجب الجاذبية الأرضية ، ويرجع ذلك ، كما سبق أن ذكرنا ، إلى التوزيع غير المتماثل للأوكسين ، على جانبى الريشة أو الجذير ، مع إختلاف أثر تركيز الأوكسين على النمو، بإختلاف العضو النباتى .

وقد وجد أن معاملة النبات الموضوع أفقياً ، بالإيثيلين ، أو الإيثريل ، أدى إلى إستمرار النمو الأفقى ، دون ما إنتحاء أرضى ملحوظ ، أما إضافة الإيثيلين ، أو الإيثريل ، إلى نباتات تنمو رأسياً ، فقد سببت إنحناء الساق الرأسية أفقياً ، كما سببت انحناء الجذير ، كذلك ، بزاوية قائمة ، تقريبا ، على المحور الرأسى للنبات . وتعرف هذه الخاصية بالإنتحاء الأرضى المخالف ، أو المغاير ، diageotropism . كما يوضحه الشكل .



شكل تخطيطى يوضح إستجابة الجاذبية الأرضية لبادرات بسلة معاملة أو غير معاملة بالإيثيلين

ومن الملاحظ أن الإيثيلين ، أو الإيثريل ، لا يُفقد النبات حساسيته لتأثير الجاذبية الأرضية ، ولكنه يحوّر إستجابته ، حيث تزول الإستجابة بزوال المؤثر .

٦- التأثير على عملية الإزهار وتعبير النسبة الجنسية Flowering and sex ratio expression

أ) يشجع الايثيلين من تبكير الإزهار ، فى بعض النباتات ، كما فى الأناناس ونباتات الفصيلة Bromeliacea ، والفصيلة Plumbagaceae ، ويثبطه فى البعض الآخر . فمثلاً ، أدت معاملة نباتات الأناناس ، والأيرس ، بالإيثيلين أو بالإيثريل التجارى Ethrel ، حيث يتحرر الإيثيلين ، إلى تبكير التزهير ، وتكوين أزهار منتظمة ، ومناسبة ، على النباتات الخضرية ، بينما توقف إنتاج الإزهار فى نبات الزانثيوم ، نتيجة لنفس المعاملة . وقد يرجع ذلك إلى إختلاف تركيز الإيثيلين الأمثل ، اللازم لكل نوع نباتى . فقد وجد أن كثير من الإزهار ، تنتج طبيعياً ، وبكميات كبيرة نسبياً ، الإيثيلين ، ولكنها تختلف بإختلاف النوع النباتى .

ب) وجد أن هناك علاقة واضحة بين عملية تكوين الإزهار ، وإنتاج الإيثيلين فى النبات . فعند الإزهار ، وتكوين الثمار ، فى نبات القطن ، ترتفع كمية الإيثيلين الناتج فى النبات .

جـ) ولا يتوقف تأثير الايثيلين على تبكير التزهير فقط ، ولكن يزيد من عدد الأزهار ، كما يغيّر من النسبة الجنسية ، فى معظم النباتات . وبوجه عام، فقد وجد أن كثير من الإزهار منتجة طبيعياً ، وبكميات كبيرة نسبياً ، للايثيلين .

د) وجد أن الإيثيلين يزيد من عدد الإزهار المؤنثة ، كما فى الدخان ، والخيار ، والقرعيات ، أى أنه يغير نسبة الإزهار المؤنثة إلى المذكرة . كما وجد أن جميع أطوار الزهرة تتأثر بوجود الإيثيلين ، بدءً من منشأ الزهرة ، مروراً بتكوين البراعم الزهرية ، وإنتهاء بتفتحها ، تثبيطاً أو تشجيعاً ، أو حتى عدم التأثر ، بإختلاف النوع النباتى ، وظروفه البيئية. فمثلاً ، وجد أن معاملة القنب الهندى بالإيثيلين ، أو بالإيثريل ، وهو نبات ثنائى المسكن ، تنتج النباتات المذكرة أزهار مؤنثه ، فى حين

لا يتأثر محصول الذرة . ويبدو من ذلك ، أن الإيثيلين هو المنظم الأساسى الداخلى للتعبير الجنسى . **ويؤيد ذلك ما يلى :**

١- إحتواء القرعيات على كمية من الإيثيلين تتناسب ، تماماً ، مع تعبيرها الجنسى . فكلما زاد تركيز الإيثيلين بها ، كان ذلك معبّراً عن وجود أزهار مؤنثه .

٢- إحتواء نباتات القنب الهندى ، ذات الأزهار المؤنثة ، على كمية من الإيثيلين أكبر ، من النباتات الحاملة للأزهار المذكرة .

٣- تغيير التعبير الجنسى لصالح الأزهار المذكرة ، فى القرعيات ، عند تعريضها لضغط جوى منخفض ، حيث ينخفض التركيز الداخلى للإيثيلين.

٤- إذا عرضت النباتات إلى ثانى أكسيد الكربون ، المثبط لتنافس الإيثيلين، ومضاد تأثيره ، ينخفض عدد الأزهار المؤنثة .

هـ) يشجع الإيثيلين من تكوين وإنبات حبوب اللقاح .

و) وجد أن الايثيلين يمكنه تعويض متطلبات النهار القصير ، اللازمة لإزهارها . فمثلاً وجد أنه يدفع نباتات *Plumbago indica* . وهو من نباتات النهار القصير ، التى لا تزهر فى ظروف النهار الطويل (16 ساعة ضوء 8 ساعات ظلام فى الدورة الواحدة) يمكن دفع هذه النباتات إلى التزهير ، تحت ظروف النهار الطويل ، بمعاملتها بالإيثيلين ، أو بالإيثيريل . كما وجد أن نباتات الأناناس ، يمكن دفعها للتزهير عند وضعها ، أفقياً . ويرجع ذلك لإنتاج الإيثيلين ، المحفز للتزهير .

٧- التنفس Respiration

من المعروف أن النمو هو محصلة عملية البناء والهدم لصالح عملية البناء. وكلما تقدم النبات فى العمر ، وفى مرحلة النضج الكامل Climateric تسود تفاعلات عملية الهدم على عملية البناء . وهو ما أمكن ملاحظته من إرتفاع معدل التنفس ، فى الثمار الناضجة ، وإرتفاع مستوى الإيثيلين بها ، وما يصاحب ذلك ، من فقد التنظيم

الدقيق للعضيات الخلوية ، وأكسدة الكلورفيلات ، وغيرها من المظاهر ، السابق إيضاحها مع الثمار الناضجة . ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن معاملة النباتات النشطة فسيولوجياً ، بالايثيلين ، فلا يبدو ظاهرياً وجود تغير فى معدل التنفس ، نظراً لاستهلاك ثانى أكسيد الكربون الناتج ، فى عمليات البناء ، حيث يثبت من خلال عمليات التخليق الضوئى . ومن هنا ، يمكن أن نقول ، أن هناك إختلافاً فى تأثير الإيثيلين على التنفس ، فى الخلايا ، والأنسجة ، النشطة فسيولوجياً ، عنه فى حالة الثمار . فالأولى ، توجد بها العضيات الخلوية فى وضع تركيبى وفسيولوجى ، يؤهلها للقيام بعمليتى البناء والهدم . أما فى الثمار ، فقد وصلت أنسجتها إلى مرحلة النضج الكامل ، وفقدت العضيات الخلوية بها تركيبها الفيزيقى الدقيق ، وإختلطت مكوناتها مكانيا وهو يفقدها كثير من الطاقة ، اللازمة لتفاعلات عملية البناء . وهذا يبدو وأنه هو السبب الرئيسى فى ملاحظة أثر الإيثيلين ، المباشر ، على زيادة معدل التنفس فى الثمار ، وعدم ملاحظته ظاهرياً ، فى الخلايا النشطة ، حيث تستغل النواتج الوسيطة ، الناتجة ، فى مسار تفاعلات الهدم ، فى بناء الخلايا الجديدة .

ومن ناحية أخرى ، يبدو أن مسارات عملية التنفس ، فى الخلايا النشطة ، تختلف عنها فى الأنسجة النباتية البالغة ، أو التى تدخل فى مرحلة الشيخوخة . فقد أشارت العديد من التجارب ، أن الخلايا النشطة تسلك ، غالباً ، طريق التحلل الجلوكوزى glycolysis ، ودورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل TCA cycle ، للحصول على الطاقة ، ومركبات وسيطة هامة لعملية البناء ، وأحياناً تسلك هذه الخلايا النشطة ، إذا تعرضت لظروف بيئية غير ملائمة ، مسار الأكسدة المباشرة للجلوكوز (دورة البنتوز المفسفر) . أما الأنسجة البالغة ، أو التى دخلت فى مراحل النضج والشيخوخة ، كالثمار ، فيبدو أن هناك مسلكاً بديلاً alternative pathway ، وهو ما يعرف بالتنفس المقاوم للسيانيد Cyanide Resistant Pathway . وفيها تكون ميتوكوندريا خلاياها مقاومة للمواد السامة ، كالسيانيد ، والإيثيلين ، وغيرهما . وترجع هذه المقاومة إلى وجود نقطة تفرع Branching point ، فى نظام نقل الإلكترون . وتسبق هذه النقطة حوامل السيتكرومات الحساسة ، جدا ، لوجود الإيثيلين أو السيانيد ، وفى الأنسجة البالغة ، أو التى دخلت مرحلة الشيخوخة ، يمكن للمواد السامة

المتراكمة؛ كالإيثيلين ، أو السيانيد ، إيقاف ، أو كبح ، أو تثبيط نشاط السيتوكرومات ، فى نقل الالكترون . كما توقف هذه المواد ، أو تكبح ، أكسدة المواد المرتبطة بالقرين الإنزيمى NAD (NAD linked substrate) وهو ما يثبط دورة كربس .

ويرى البعض ، أن الإنزيم البديل النشط ، فى حالة الأنسجة البالغة ، أو التى وصلت إلى مرحلة الشيخوخة ، هو مجموعة إنزيمات الأوكسيديزات ، وهى مجموعة بديلة ، ومقاومة للسيانيد بصفة أساسية alternate cyanide resistant oxidase . وفى ذلك فقد كبير فى الطاقة ، مع إنتاج مركبات وسيطة أخرى ، على خلاف المركبات الوسيطة فى مسار التنفس الطبيعى ، التى تشكل أصول المكونات الخلوية ، أهمها الفلافوبروتين ، ومركبات الكينون Ubiquinone ، وغيرهما . وقد تضاربت الآراء بشأنهما ، من حيث إرتباطهما ، أو عدم إرتباطها ، بدورات الفسفرة التأكسدية .

وهذا المسلك البديل للتنفس (Cyanide Resistant Pathway) فى وجود الإيثيلين ، أو السيانيد ، أو غيرهما ، من المواد السامة ، له أهمية خاصة ، فى حالة التنفس الحرج ، أو ذروة الحدية الحرجة للتنفس respiratory climateric ، أثناء نضج الثمار ، حيث ينتهى هذا المسلك إلى إنتاج فوق أكسيد الهيدورجين ، والذى يؤدى بالتبعية إلى زيادة الأكسدة ، وتحطيم الأنسجة الخلوية ، وهى عمليات لازمة لنضج الثمار .

ويؤكد Solomos ، أهمية الإيثيلين Ethylene لتحفيز هذا المسلك البديل ، خاصة أن فوق أكسيد الهيدروجين ، ضرورى لنشاط إنزيمات البيروكسديزات ، اللازمة لتخليق غاز الإيثيلين .

مما سبق ، يمكن تفسير النتائج المتعارضة ، بشأن تأثير الإيثيلين على معدل تنفس الأعضاء النباتية المختلفة ، وخاصة ثمار الفاكهة الناضجة Climatric، أو الأوراق التى دخلت مرحلة الشيخوخة . فذروة إنتاج الإيثيلين ، إما أن تتطابق مع قمة ، أو ذروة ، التنفس ، أو قد تسبقها ، أو تتبعها ، على إختلاف العضو النباتى ، الواقع تحت الدراسة ، وعما إذا كان نشطاً أو غير نشطاً ، والظروف البيئية المحيطة ، وآلية التنفس المستخدمة . ومن الملاحظ ، أن هذا التطابق ، إن وجد ، يكون تطابقاً

ظاهرياً فقط ، وليس تطابقاً حقيقياً . كما تختلف قمة التنفس ، أى الحدية الحرجة ، بإختلاف العضو النباتى .

وعلى العموم ، وجد أن معاملة النبات بالإيثيلين الخارجي ، أدى إلى زيادة معدل التنفس ، عند حدية حرجة ، قدرت بحوالى 13 – 15 % فى الأوراق المسنة . **وبحوالى 500 – 700 % فى الثمار الناضجة ، بينما لم يتأثر معدل التنفس ، الظاهرى ، فى الأوراق النشطة فسيولوجياً ، حيث يثبت ثانى أكسيد الكربون الناتج ، مباشرة ،** فى عملية التخليق الضوئى .

وهذا الاختلاف الواسع فى التقدير ، تؤيده الحقائق الآتية :

١- لم يثبت وجود علاقة خطية بين إنتاج الايثيلين والتنفس ، تحت بعض الظروف .

٢- إنخفاض تركيز الإيثيلين عند نقع قطع من ثمار التفاح فى الماء ، ولم يتبع ذلك إنخفاض معدل التنفس فيها .

٣- زيادة الإيثيلين فى الثمار الناضجة ، لنباتات مختلفة ، يتبعه زيادة فى حمض الأبسبسك ؛ كما فى التفاح ، والموز ، والقطن . وإضافة الأخير (حمض الأبسيسيك) إلى الثمار الكاملة الغير ناضجة ، تحفز من إنضاجها وتسويتها .

٤- درجة الحرارة الأعلى من 35°م ، تثبط تخليق الإيثيلين ، وعندها تفشل كثير من ثمار الفاكهة فى النضج . بينما درجة الحرارة الأقل تحفز من تخليق الإيثيلين ، ويرافقه زيادة معدل التنفس ، وإسراع النضج .

٥- تعريض ثمار الفاكهة ، ذات الحدية الحرجة ، للإيثيلين ، يحفز من عملية التنفس بها ، وإنتاج فوق أكسيد الهيدورجين ، وزيادة نشاط إنزيمات الأوكسيديزات .

٦- معاملة ثمار الفاكهة ، ذات الحدية الحرجة ، كالموز ، بالسيلكوهكساأميد Cyclohexaamide ، الذى يثبط تكوين البروتين ، يثبط ، أيضاً ، من فعل ، ونشاط ، الإيثيلين ، والتنفس .

٧- خلال نضج الثمار يزداد تركيز الحمض النووى الريبوزى ، والبروتينات، فى أنسجتها ، وعدم تكوينهما ، أو تثبيط تخليقهما ، يؤخران من عملية النضج. وقد تأكد ذلك ، من ملاحظة إتحاد جزئ الحمض النووى الريبوزى ، مع اليوريدين المرقم ، المستخدم فيه الكربون المشع ^{14}C ، والفوسفور المشع ^{32}P . و كذا إتحاد الأحماض الأمينية المرقمة ، مع البروتين ، أثناء نضج ثمار الفاكهة .

٨- لوحظ أن الانزيمات المحللة ، فى الخلايا النشطة ، هى إنزيمات تحليل فوسفورى ، أو كبريتى ، للمحافظة على الطاقة . أما الإنزيمات السائدة المحللة فى الأنسجة المسنة ، والثمار عند النضج ، هى انزيمات تحليل مائى ، وفى ذلك فقد كبير فى الطاقة .

٩- إحتفاظ الخلايا النشطة بالتركيب الفيزيقى الدقيق لعضياتها الخلوية ، بينما الخلايا المسنة تتحلل فيها صبغات التخليق الضوئى ، ويصاحب ذلك تحطيم كثير من الأغشية الخلوية ، مع إختلال نظام تقسيم عضيات الخلية .

١٠- إستخدام 2.4 D ، و الأوكسينات الأخرى ، أو التعريض للجروح الميكانيكية ، أو الإصابة بالأمراض ، تساعد من الإسراع فى نضج ثمار التفاح ، والموز ، عن طريق زيادة معدل تخليق الإيثيلين .

ويبدو من هذه النتائج ، والتى يظهر بعضها متعارضاً ، أن الآلية المسئولة عن التنفس ، تختلف بإختلاف العمر الفسيولوجى للعضو النباتى ، وظروفه البيئية .

ثالثاً : التأثيرات على المحصول Effects on the yield

نضج الثمار Fruit ripenning

منذ إكتشاف الأثر المنشط لدخان الهواء فى المناطق الصناعية ، على إنضاج الثمار ، وزيادة المحصول ، مع بداية القرن التاسع عشر . ومنذ معرفة أن الايثيلين هو العامل المنشط فى ذلك ، ومنذ ملاحظة أن التفاحة التالفة تشجع من نضج التفاح الآخر،

المجاور لها ، من خلال إنتاج الإيثيلين ، فقد أعتبر الإيثيلين ، منذ ذلك الوقت ، أنه هو هرمون للنضج ، نتيجة تأثيره ، الواضح ، فى إسراع نضج الثمار ، وتسويتها . ثم **أستعمل، تجاريا ، على نطاق واسع ، لهذا الغرض ، مع كثير من ثمار الفاكهة المخزنة ، مثل ، الموز ، والمانجو ، والتفاح ، والفراولة ، والطماطم ، وغيرها . وعرف أن الإيثيلين ينبه ، أو يشجع ، الإنزيمات المحللة degradation enzymes ، كما يشجع** تفكك الخلايا cell loosing ، وتفاعلات إنضاج أخرى .

وفى أثناء النضج الطبيعى للثمار ، لوحظ زيادة تركيز الإيثيلين ، مع تقدم مراحل النضج ، فإذا تراكم ، وتجمع ، داخل الثمرة كمية من الإيثيلين ، تكفى للوصول إلى الحد الحرج اللازم للنضج ، تبدأ الثمرة الكاملة ، بعد اكتمال نموها ، فى سلسلة من التفاعلات الحيوية ، يكون مؤداها النضج الكامل . وهو بالضبط الذى أمكن محاكاته ، صناعياً ، وأستخدم الإيثيلين ، أو الإيثيريل ، من أجله . وأصبح من الثابت الآن ، أن الإيثيلين هو المسبب الحقيقى ، لنضج الثمار ، أو قد يشترك فى ذلك ، مع غيره ، إلا أن آلية ذلك غير معروفة بالضبط .

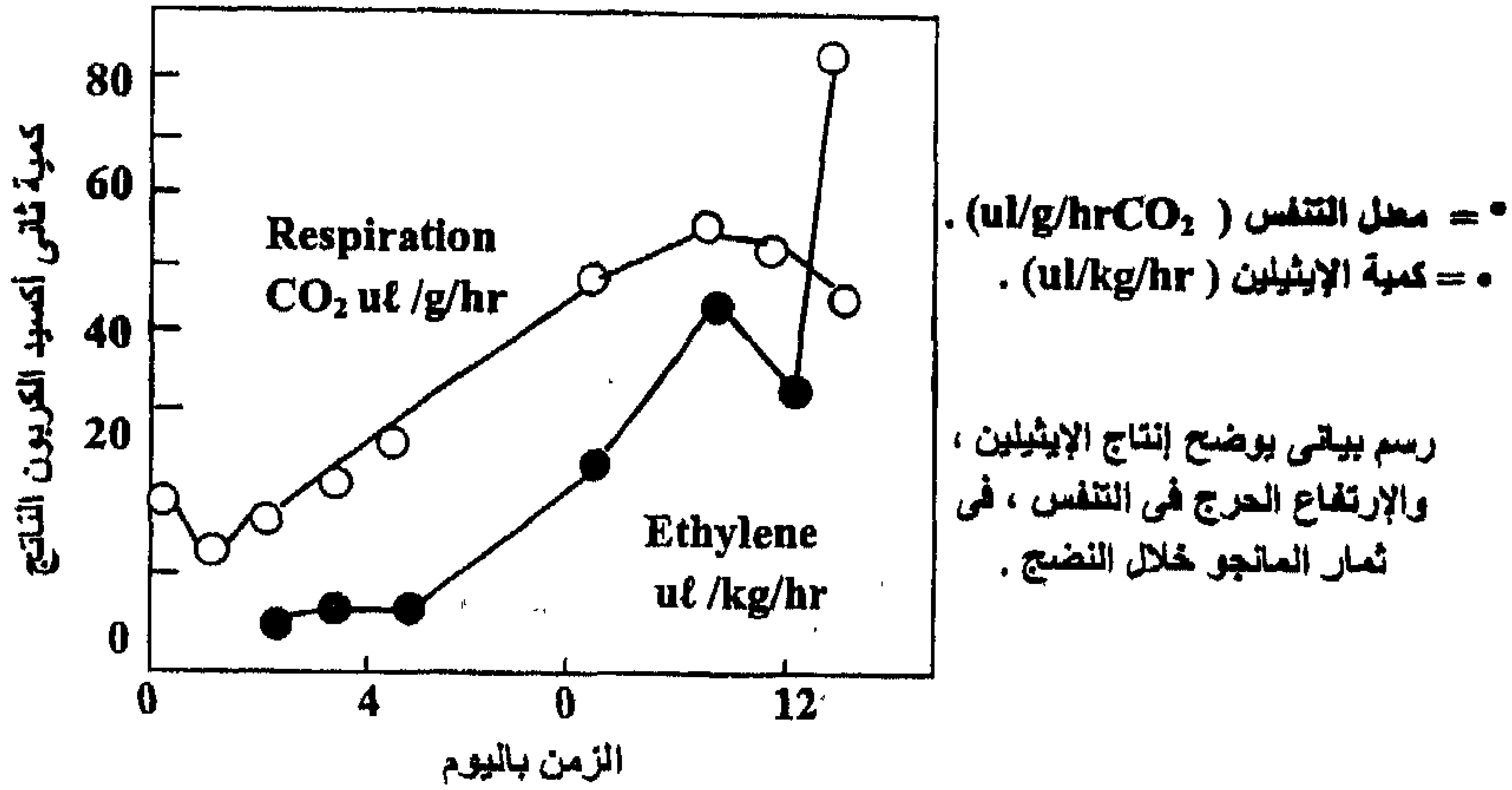
وأهم التغيرات الفسيولوجية ، التى تحدث خلال النضج ، مع زيادة تركيز الإيثيلين ، زيادة كل من حمض الأبسبسك ABA ، ومعدل التنفس ، وتركيز الحمض النووى RNA ، والبروتينات الذائبة ، و البكتينات (بكتين أولى) ، و تحلل المركبات المعقدة ، أو المدخرة ، إلى مواد بسيطة ذائبة ، مثل ، تحلل النشا إلى سكرات ، والبروتينات إلى ببتيدات ، ويتم ذلك إنزيمياً . وهو ما لوحظ من إرتفاع النشاط الإنزيمى للعديد من إنزيمات التحليل المائى ، مثل البكتينيز ، والدى كربوكسيليز ، والسيليوليز ، والأميلز والببتيديز ، الكلوروفيليز ، وغيرها . ويصحب ذلك ، عادة ، إختلال النظام التركيبى ، والتقسيمى ، لعضيات الخلية ، وفشلها فى أداء وظائفها الفسيولوجية ، وخاصة البلاستيدات الخضراء ، مع تكسر ، وإنحلال، الأغشية الخلوية . كما تشمل التغيرات فى الصبغات ، مثل أكسدة وتحلل الكلوروفيلات ، بأنسجة القشرة ، وظهور الصبغات الملونة ، المصاحبة لها ، وتغيّر فى مكونات النكهة؛ مثل تخليق مركبات عضوية طيارة ، مكسبة للطعم ، والرائحة ، ومميزة للثمرة الناضجة ، وتنعكس هذه التغيرات الفسيولوجية ، على مظاهر مورفولوجية ، مغايرة

لشكل الثمرة قبل النضج . فتصبح الثمار طرية الجدر ، رطبة ، ناعمة ملساء ، ممتلئة اللب ، لزيادة نشاط إنزيم البكتنينيز ، مع إختفاء اللون الأخضر ، تدريجياً ، وظهور الكاورتينيدات المصاحبة ، مثل الكاروتين (أصفر) ، والزانثوفيل (برتقالى) ، الليكوبين (أحمر) ، كما فى البرتقال ، والموز ، والتفاح ، والجزر ، والطماطم . وقد تخلّق الأنثوسيانيات (حمراء – زرقاء – بنفسجية) ، كما فى الكركدية ، وهى صبغات ذائبة فى العصير الخلوى .

ويختلف سلوك معدل التنفس ، ومستوى الإيثيلين الداخلى ، و علاقته بحمض الأبسيسك ، خلال مراحل نضج الثمار ، فى بساتين الفاكهة ، بإختلاف النوع النباتى . فبعض الثمار تنضج على النبات الأم ، والبعض الآخر لا ينضج إلا بعد القطف ، والإنفصال ، عن النبات الأم .

ولكل من المجموعتين ، سلوكاً فسيولوجياً مخالفاً ، من حيث معدل التنفس ، ومستوى الإيثيلين الداخلى ، المرتبط به إرتباطاً موجباً . فالثمار التى تنضج على النبات الأم ، مثل العنب ، والتين ، والزيتون ، والأناناس ، والموالح ، وغيرها ، لوحظ فيها إنخفاض معدل التنفس ، تدريجياً ، كلما تقدمت الثمرة نحو النضج ، ووصلت إلى الحجم الأقصى ، ويستمر هذا الإنخفاض حتى بعد جنى الثمار ، دون زيادة معنوية .

أما ثمار الفاكهة التى لا تنضج إلا بعد القطف ؛ مثل الموز ، والمانجو ، والتفاح، والأفوكادو ، والكمثرى والبطيخ ، فقد لوحظ إنخفاض معدل التنفس فيها ، تدريجياً ، كلما تقدمت الثمرة نحو النضج . وهى بذلك ، تتشابه مع المجموعة السابقة ، إلا أن هذا المعدل ، يزداد ، فجأة ، بزيادة إنزيم الكاربوكسيليز ، مرة أخرى ، بعد قطف الثمار ، وتخزينها ، حتى تمام النضج . وتستمر الزيادة حتى تصل إلى الحد الحرج . وهو أقصى إرتفاع فى معدل التنفس ، يمكن ملاحظتة ، فى مثل هذه الثمار . ثم يتبع هذه الزيادة ، مباشرة ، إنخفاض حاد فى معدل التنفس ، إلى أن تبدأ الثمار فى التعفن ، وتغزوها الكائنات الدقيقة المترممة ، والفطريات . ويوضح الشكل التالى هذا السلوك .



• = معدل التنفس (ul/g/hrCO_2) .
• = كمية الإيثيلين (ul/kg/hr) .

رسم بيانى يوضح إنتاج الإيثيلين ، والإرتفاع الحرج فى التنفس ، فى ثمار المانجو خلال النضج .

ومن الشكل ، يتبين أن هناك علاقة طردية ، بين تركيز الإيثيلين ، ومعدل التنفس ، فزيادة أحدهما ، تؤدى إلى زيادة الآخر ، والعكس صحيح . فمثلاً وجد أن تركيز الإيثيلين ، داخل أنسجة النبات ، فى الموز ، يتراوح أثناء النمو ، بين 1ppm – 0.2 جزء فى المليون ، ثم يرتفع إلى ٦ أجزاء فى المليون ، قبل طور النضج الحرج climacteric بمدة 4 ساعات ، وهو الطور الذى يعمل على تحفيز تفاعلات دخول الثمرة إلى طور البلوغ الكامل والنضج ؛ حيث تصبح صالحة للأكل edible . وكما يزيد إنتاج الإيثيلين داخل أنسجة الثمرة ، بحوالى 10 أضعاف فى مدة أسبوع ، قبل حدوث طور النضج الحرج ، فإنه يزيد بمعدل 100 مرة عند تمام النضج . بينما فى حالة ثمار الطماطم ، فإنه يزيد بمعدل 400 مرة عن تركيزه فى الثمرة ، عند بدء النضج . وهناك تأثيرات أخرى للإيثيلين ؛ مثل إسراع إنفصال غلاف الثمرة ، كما فى الجوز ، والبيكان ، وتشجيع تكوين الجذور على العقل ، ومنع نمو الجذور الجانبية على الجذور الرئيسية .

وكما يتبين من الشكل السابق ، أن الحدية الحرجة لمعدل التنفس ، ومستوى الإيثيلين ، تمثل الحد الفاصل بين طور النضج الحرج Climacteric ، وطور مرحلة النضج الكامل ، أى إيذانا بدخول الثمرة مرحلة الشيخوخة . وفى هذه الحالة ، يصعب ، بل يستحيل، إنقاذ الثمرة ، أو حفظها لمدة أطول ، أو حتى إيقاف سلسلة تفاعلات عملية النضج . ومما يؤيد ذلك ، أن الظروف التى تعيق النضج ، هى نفسها الظروف

التى تعيق إنتاج الإيثيلين ؛ مثل التعريض لدرجة حرارة منخفضة ، بينما إضافة الإيثيلين يسبب ظهور طور النضج الحرج ، كما يسرع من عملية النضج الكامل ، والبلوغ ، **إيذاناً بدخول مرحلة الشيخوخة ، والتلف .**

ويستفاد من ذلك ، أنه يمكن التحكم فى حفظ الثمار ، وتأخير نضجها ، أو إسراعه ، بالتحكم فى الحدية الحرجة للتنفس ، بإستخدام الإيثيلين ، فى الثمار ذات الحدية الحرجة .

ومن الأدلة المؤيدة ، لذلك ما يلى :

١- نجاح أنسجة الثمرة ، المأخوذة قبل الحدية الحرجة ، فى التطور ، والنمو ، عند زراعتها في مزارع الأنسجة ، وفشل الأنسجة المأخوذة بعد هذه النقطة .

٢- إرتباط كل من معدل التنفس وإنتاج الإيثيلين ، إرتباطاً موجباً ، فى أنسجة ثمار الفاكهة ، فزيادة أحدهما يصاحبه زيادة الآخر .

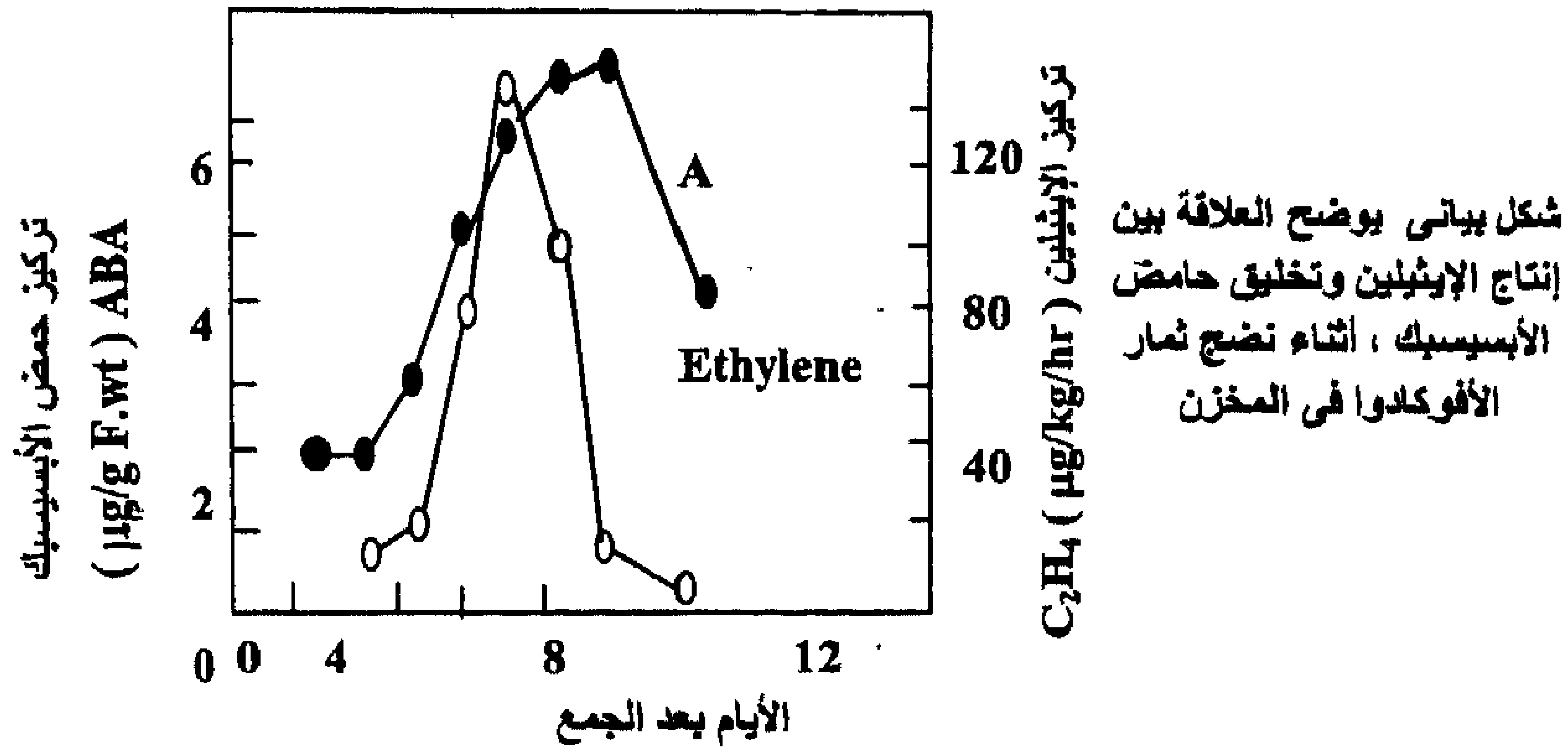
٣- معاملة ثمار الفاكهة الحدية بالإيثيلين ، تزيد من تركيز حمض الأبسيسبك ABA ، و تسرع من النضج ، ومعدل التنفس . والعكس صحيح .

٤- إزالة الايثيلين بإستخدام برمجنات البوتاسيوم ، أو المعاملة به ، يؤخر النضج ، ويقلل من معدل التنفس .

٥- معاملة ثمار الفاكهة الحدّية ، بحمض الأبسيسبك ABA ، تحفز من إنضاجها.

هذا . . وقد حظيت الفاكهة ، ذات الحدية الحرجة ، بمزيد من الإهتمام ، لأهمية ذلك إقتصادياً ، و إمكانية حفظها بحالة جيدة ، لأطول فترة زمنية ممكنة ، خاصة خلال عمليات النقل ، والتخزين ، حيث يتحكم فى الحدية الحرجة لها بإستخدام الإيثيلين . فالإيثيلين يمثل نوعاً ، فريداً ، من بين الهرمونات النباتية ، التى يمكن تحفيز إنتاجه داخليا، فى ثمار الفاكهة ، ذات الحدية الحرجة فقط ، وذلك بإستخدام تركيز ضئيل منه خارجيا ، لا يتعدى الجزء فى المليون ، ويصاحب هذه الزيادة ، عادة ، إرتفاع ملحوظ فى حمض الأبسبسك . ولا يمكن إحداث هذا مع ثمار الفاكهة غير الحدية الحرجة . فمستوى الإيثيلين فيها لا يزداد أثناء النضج ، رغم الزيادة الواضحة فى حمض الابسبسك . وقد سبق أن أوضحنا ، أن هناك علاقة ارتباط قوية بين الإيثيلين والتنفس ، فى ثمار الفاكهة الحدية الحرجة . فكلاهما يرافق الآخر ، و يصل إلى الحد الحرج ،

أثناء نضج الثمار ، وهى مازالت متصلة بالشجرة الأم . وعند القطف ، ينخفض التركيز لكلاهما ، قليلاً ، حتى جنى المحصول ، تماماً . ثم يعاودا الإرتفاع ، فجأة ، من جديد ، عند بداية المرحلة الحرجة . وقد قدرت هذه الزيادة الفجائية ، فى ثمار التفاح ، بحوالى 700 ضعف . ويوضح الرسم التالى ، العلاقة بين تخليق الإيثيلين ، وتصاعده ، أثناء النضج ، وتراكم حمض الأبسيسبك ، أثناء نضج ثمار الأفوكادو فى المخزن.



شكل بيانى يوضح العلاقة بين إنتاج الإيثيلين وتخليق حامض الأبسيسبك ، أثناء نضج ثمار الأفوكادوا فى المخزن

هذا . . وقد أستغلت هذه الظاهرة ، تجارياً ، فى حفظ ، وتخزين ، ثمار الموز ، والبرتقال ، وغيرهما بلونها الأخضر ، وتأخير نضجها ، لمدة تتجاوز الأشهر الثلاث ، وذلك بتخفيض تركيز الإيثيلين ، فى مخازنه . وبإتباع أى من الطرق الآتية :

١- إستخدام تقنية الضغط المنخفض Hypobaric technique .

٢- منع تراكم وتجميع الإيثيلين . بإمتصاصه بواسطة برمنجنات البوتاسيوم ، أو بلورات من بروكلوريت الزئبق ، المحمولة على بعض المواد الخاملة ، مثل Celite أو Vermiculite.

٣- التمرير فى جو من ثانى أكسيد الكربون ، فهو مضاد للإيثيلين .

٤- تغليف الثمار ، بعد القطف مباشرة ، بطبقة شمعية ، لمنع التبادل الغازى ، عن طريق الثغور ، وخاصة الأوكسجين .

٥- التخزين عند درجة حرارة أعلى من 35° م. فكل من درجة الحرارة ، وإنخفاض الأوكسين ، عاملان هامان ، فى كبح ، أو منع ، تخليق الإيثيلين ، وتأخير تكوينه .

أما ثمار الفاكهة الغير حرجة ، فقد وجد أن تركيز الإيثيلين ، فى الثمار الغير ناضجة ، كان منخفضاً نسبياً ، وعلى ذلك ، فهى غير حساسة للإيثيلين ، ولا يمكن إنضاجها ، أو تسويتها ، فى المخزن ، أو دفعها إلى ذلك ، حتى ولو عوملت بالإيثيلين، أو تعرضت له ، لمدة طويلة ، بذات التركيز المستخدم ، مع ثمار الفاكهة الحدية . وربما يحدث ذلك ، إذا عوملت بتركيزات أكثر إرتفاعاً من الإيثيلين . ويرجع ذلك ، لعدم إظهار مثل هذه المجموعة نقطة الحدية الحرجة ؛ أى لم يصل تركيز الإيثيلين الطبيعى بها ، إلى التركيز المطلوب ، اللازم لدفع تخليق الايثيلين ذاتيا ، وبصورة طبيعية .

ويؤيد ذلك ، أنه كلما تقدمت ثمار هذه المجموعة فى النضج ، عند القطف ، تصبح أكثر حساسية لوجود الإيثيلين ، فيتناقص تركيز الإيثيلين المطلوب لبدء عملية النضج بها . أما الثمار الناضجة ، تماماً ، من هذه الفاكهة ، فيمكن تسويتها فى المخزن ، دون الحاجة إلى تعريضها للإيثيلين ؛ حيث تحتوى على الإيثيلين الطبيعى ، بتركيز يكفى لإستمرار العمليات الحيوية المؤدية إلى نضجها الكامل .

الفصل الثلاثون

ميكانيكية تأثير الإيثيلين Mechanism of Ethylene Action

- التأثير على تنظيم الأوكسينات وتخليقها .
- التأثير على أيض الأحماض النووية والبروتينات .
- التأثير على نفاذية الأغشية الخلوية .
- علاقة الإيثيلين بالهرمونات الأخرى .
- مضادات الإيثيلين .

الفصل الثلاثون

ميكانيكية تأثير الإيثيلين

Mechanism of Ethylene Action

هناك إتجاه ، عام ، لتفسير فعل الإيثيلين فى النمو ، على أنه يتسبب فى تنظيم عمل الأوكسينات ، وتخليق أنواع معينة من الأحماض النووية RNA ، والبروتينات الخاصة ، وبعض الإنزيمات المتحكمة فى العمليات الفسيولوجية ، التى ينظمها الإيثيلين فى النبات. علاوة على التأثير ، المباشر ، للإيثيلين على نفاذية الأغشية الخلوية . وقد وضعت لذلك العديد من النظريات ، التى تفسر آلية عمل الإيثيلين فى ذلك ، **أهمها** :

أولاً : التأثير على تنظيم الأوكسينات وتخليقها Metabolism and Regulation of Auxins

وتنادى هذه النظرية بأن آلية عمل الإيثيلين ، تتم من خلال علاقته ، المباشرة ، بتنظيم عمل الأوكسين ، وتخليقه ، وإنتقاله . فقد ثبت أن المعاملة بالإيثيلين ، لا تؤدى إلى هدم الأوكسين ، أو تكسيره ، أبداً ، ولكنها تؤدى إلى إنخفاض تركيز الأوكسين الحر ، وزيادة تركيزه المرتبط . والعلاقة بين تركيز الإيثيلين والأوكسين الكلى ، علاقة إرتباط قوية . فكلاهما يوجد فى حالة إتزان مع الآخر ، وكلاهما مرتفع فى القمم النامية ، عنها فى السوق ، عنها فى المجموع الجذرى .

كما أن كلاهما ينظم عمل الآخر ، ويتحكم فى إنتاجه . فزيادة تركيز الأوكسين عن الحد الأمثل ، اللازم لإستجابة النمو ، فى عضو نباتى ما ، يستتبعه ، وفوراً ، زيادة الإيثيلين المخلّق ، ليكبح تأثيره ، فينظم عمل الأوكسين ، ويستمر تأثيره عند هذا الحد الأمثل . حيث يعمل الإيثيلين المخلقّ على إلغاء أثر أى زيادة فى تركيز الأوكسين ، عن حده الأمثل ، أو خفض تخليقه ، والعكس صحيح . حيث يظل مستوى الإيثيلين ، وإنتاجه ، منخفضاً ، طالما كان تركيز الأوكسين أقل من الحد الأمثل اللازم، لحدوث أقصى نمو . أو قد يعمل الإيثيلين على تثبيط إنتقال الأوكسين ، مع ملاحظة أن

هذا التثبيط لا يظهر إلا إذا أستخدم الهرمونين معا ، وفى آن واحد . وأن الإيثيلين يعمل على خفض الإنتقال الجانبى للأوكسين ، خال تعريض النبات إلى مؤثر من مؤثرات الإنحناءات .

من ذلك ، يبدو أن الإتزان بين الإيثيلين والأوكسين ، هو إتزان ديناميكى ، تحدده ظروف الخلية الحية ، والنوع النباتى . فقد يعمل الإيثيلين على :-

١- خفض معدل تخليق الأوكسين . حيث أوضحت التجارب أن معاملة مستخلص نبات الكوليس بالإيثيلين ، أدت إلى تثبط تحويل التريتوفان إلى إندول حمض خليك .

٢- كبح ، أو إيقاف ، نشاط الأوكسين ، وذلك بتحويل الصورة الحرة (المنتشرة) إلى صورة مرتبطة ، مع حمض الأسبارتيك ، غالبا ، وهى صورة ، غير فعالة ، عند زيادة تركيزه عن الحد الأمثل اللازم لحدوث أقصى نمو .

٣- خفض معدل إنتقال ، وحركة ، الأوكسين ، من مركز إنتاجه إلى مركز تأثيره. وهو معدل متباين ، يعتمد على درجة حساسية النوع النباتى للإيثيلين. فالقطن حساس جداً للإيثيلين ، على عكس عباد الشمس ، فهو غير حساس للإيثيلين . وقد ترجع الحساسية فى النبات إلى واحد ، أو أكثر ، **من الأسباب الآتية :**

أ) عدم فعالية الأوكسين أثناء الإنتقال .

ب) تداخل الأوكسين ، أثناء إنتقاله ، أو إرتباطه مع مواد أخرى .

جـ) إختلال فى آلية إنتقال الأوكسين ، فى وجود الايثيلين .

٤- كبح تدفق الأوكسين ، أو الحد من إنتقاله ، فى وجود الإيثيلين .

ثانياً : التأثير على أيض الأحماض النووية والبروتينات Nueleic acid and Protein Metabolism

بإستخدام الإيثيلين المرقم بالكربون ^{14}C ، وتتبعه ، ظهر الإشعاع فى الأحماض النووية ، والبروتينات ، والدهون ، وبعض الأحماض العضوية ، مما يشير إلى أن آلية عمل الإيثيلين تتم من خلال مراكز تأثيره على فعل الجين . وهو العامل ، الأساسى،

الذى يترتب عليه سلاسل التفاعل الكيموحيوى فى عمليات التمثيل الغذائى ، ومسارات نقل الإلكترون ، المؤدية للتغيرات الفسيولوجية ، المتسببة عن وجود الإيثيلين فى النسيج النامى . **فقد وجد أن معاملة الأنسجة النباتية بالإيثيلين ، أدت إلى زيادة ملحوظة فى نشاط ، وتخليق ، إنزيمات عديدة ؛ أهمها إنزيمات Cellulase و pictinase و RNA ase ، ∝ amylase ، Catalase ، Oxidase و Carbonic Anhydrase** ، Peroxidase ، β,1.2 glucanase ، Sucrase ، إضافة إلى زيادة مركبات وسيطة عديدة ، لازمة لعملية النسخ Transcription . ومما يؤكد ذلك ، أن إستخدام المثبطات الإنزيمية ، مثل ، الأكتينومايسين والسيكلوهكساميد ، يمنع تكوين بعض هذه الإنزيمات . كما أن توقف إنتاج الإيثيلين يكبح إستجابات فسيولوجية عديدة للإيثيلين ؛ مثل تثبيط النمو ، والتساقط ، ونضج ثمار الفاكهة .

ويرى المؤيدون لهذه النظرية ، أن تخليق إنزيمات جديدة ، فى وجود الإيثيلين ، ربما يعدّل المسارات الأيضية للعمليات الفسيولوجية المختلفة ، وخاصة مسار التنفس البديل . فأول أكسيد الكربون ، الذى يشبه الإيثيلين ، يمكنه أن يرتبط مع جزئ السيتوكروم ، والبروتينات الأخرى ، المحتوية على الحديد . كما يمكن للإيثيلين نفسه، أن يرتبط مع إنزيم Carbonic anhydrase ، وهو إنزيم يحتوى على الزنك ، ويتم الإرتباط من خلاله ، ومما يؤكد نظرية امتصاص الفلز لتأثير الإيثيلين ، إمكانية إنعكاس أثر الإيثيلين ، بإستخدام المركبات المخلبية مثل (EDTA) Ethylene diamintetra acetic acid . إلا أن المعارضون ، يرون أن نقطة التفريع التى يعمل عندها الإيثيلين ، فى مسارات نقل الإلكترون ، غير معلومة بالضبط ، كما أن طبيعة الإرتباط المعقد ، بين الإيثيلين وأيونات العناصر المعدنية Complexing with Metal Ions غير معروفة ، على وجه التحديد .

ثالثاً : التأثير على نفاذية الأغشية الخلوية

توجد العديد من الأدلة التى تشير إلى أن ميكانيكية عمل الإيثيلين ، تأتى من خلال تأثيره الإيجابى ، على زيادة نفاذية الأغشية الخلوية منها :

١- يذوب الإيثيلين ، بسهولة ، فى مكونات الأغشية الخلوية الدهنية (الفوسفولبيدات) ، وهو ما يساعد فى تكسير ، أو اتلاف ، عضيات الخلية ، أو فقد تركيبها الفيزيقى ، وزيادة نفاذيتها .

٢- يسبب الإيثيلين البلزمة ، فى خلايا الأنسجة المعزولة .

٣- إنتفاخ ، وزيادة حجم ، الميتوكونديات المعزولة ، من القنبيط ، والخميرة ، وكرات الدم الحمراء ، فى وجود الإيثيلين ، وتمزق أغشية بعضها .

٤- عند إستخدام حبوب النجيليات ، الخالية من الجنين ، وجد أن الإيثيلين يعمل على زيادة نفاذية أغشية خلايا الإليرون ، مع إرتفاع معدل تخليق انزيم ∝ amylase ، كناتج ثانوى .

٥- يحفز الإيثيلين عمليات نضج الثمار ، ويساعد فى التساقط ، من خلال تأثيره على نفاذية الأغشية الخلوية ، أثناء النضج ، إضافة إلى تنشيط عملية تحليل الجدر الخلوية ، فى منطقة التساقط ، بإرتفاع نشاط إنزيمات البكتينيز ، والسليوليز .

وأهم الإعتراضات على هذه النظرية ، أن تأثيرات الايثيلين ليست عامة ، فى جميع الحالات . فهو لا يؤثر على نفاذية الأغشية الخلوية ، فى كثير من النباتات ، مثل، البطاطس ، والبسلة والـــ Rhoeo . إضافة إلى ذلك ، لوحظ أن أول أكسيد الكربون ، الذى يشبه الإيثيلين فى تأثيراته الفسيولوجية ، لا يذوب فى الدهون ، كما لا يسبب بلزمة الخلايا .

علاقة الإيثيلين بالهرمونات الأخرى : Relationship between Ethylene and other hormones

من الواضح ، تماماً ، أن التأثيرات الخاصة بالإيثيلين ، على النبات ، تشابه ، لحد كبير ، مع التأثيرات التى يحدثها الأوكسين ، فى النبات . فهو يشجع النمو ، عند تركيزات منخفضة ، ويثبطه عند تركيزات عالية ، ويشجع تكوين الجذور ، أحياناً ، بينما يمنع نموها أحياناً أخرى . ويشجع إزهار الأناناس ، ونضج الثمار ، والتساقط ، كما أنه يؤثر فى الأحماض النووية عند نفس المرحلة .

ويفسر الكثير ، من الباحثين ، هذه العلاقة ، على أساس أن زيادة تركيز الأوكسين بالنبات ، يتسبب في زيادة إنتاج الإيثيلين ؛ أى أن إستجابة النبات للأوكسين هى ، فى الواقع ، علاقة غير مباشرة ، عن طريق زيادة إنتاج الإيثيلين. ومن هذا ، يمكن إستنتاج أن المعاملة بالأوكسين تؤدى إلى إنتاج الإيثيلين ، بدرجة تتناسب مع تركيز الأوكسين ، حيث يقوم الإيثيلين بإحداث التأثير الفسيولوجى مباشرة .

مضادات الإيثيلين Ethylene Antagonist

وجد أن ثانى أكسيد الكربون يمكنه أن يضاد ، أو يمنع ، كثير من الآثار الفسيولوجية المتسببة عن وجود الإيثيلين . فثمار الفاكهة التى تُحفظ فى جو مشبع من ثانى أكسيد الكربون ، تبقى طازجة لمدة أطول . وهكذا يعمل ثانى أكسيد الكربون، كمثبط تنافسى ، للإيثيلين . بشرط أن يكون تركيز الأول أكبر من الثانى ، مائة مرة على الأقل ، ويؤكد ذلك ، أن إمتصاص ثانى أكسيد الكربون CO_2 ، بإستخدام هيدروكسيد الباريوم ، أو البوتاسيوم ، يعزز من نشاط الإيثيلين . فقد وجد أن الأثر الذى يحدثه الإيثيلين عند تركيز 1 جزء فى المليون ، فى تقزم ساق البسلة ، يمكن معادلته بإستخدام 100.000 جزء فى المليون ، من ثانى أكسيد الكربون .

ومن ناحية أخرى وجد ،أن استخدام الأللين ($H_2C = C = CH_2$) ، يضاعف من تأثير الإيثيلين ($H_2C = CH_2$) ، فى تأثيره الفسيولوجى . لتشابههما التركيبى ، رغم أن الأول ذو تركيب مغلق ، يشبه تركيب ثانى أكسيد الكربون ($O = C = O$) ، إلا أن تركيز ثانى أكسيد الكربون ، لكى يعمل كمثبط تنافسى للإيثيلين ، يجب ألا يقل تركيزه عن عدة مئات المرات ، بالمقارنة بالإيثيلين .

الفصل الحادى والثلاثون

مثبطات النمو وحمض الأبسيسيك

Growth Inhibitors and Abscisic Acid (ABA)

- تقديم .
- حمض الأبسيسيك Abscisic acid (ABA) .
  - إكتشاف حمض الأبسيسيك .
  - ما هو حمض الأبسيسيك ؟
  - التركيب الكيماوى لحمض الأبسيسيك .
  - التحولات الغذائية لحمض الأبسيسيك :
  - مراكز التخليق – إنتقال حمض الأبسيسيك – مسار تخليق حمض الأبسيسيك – هدم حمض الأبسيسبك .
  - الأدوار الفسيولوجية :
    - التساقط – نمو الساق – السيادة القمية – الشيخوخة – كمون البذرة – سكون البراعم – التزهير والنسبة الجنسية – الإثمار وتكوين البذور – تكوين الدرنات فى البطاطس – فتح وغلق الثغور – مقاومة ظروف الإجهاد – الإنزيمات .
  - تفسير آلية عمل حمض الأبسيسيك .
  - العلاقة بين حمض الأبسيسيك والهرمونات الأخرى .

الفصل الحادى والثلاثون

مثبطات النمو وحمض الأبسيسيك

Growth Inhibitors and Abscisic Acid (ABA)

تقديم :

قديماً أشار paal فى الفترة من 1914 – 1919 إلى أن ، نمو النبات يحكمه ، وينظمه ، أو يؤثر فيه ، عامل كيماوى ، إلا أن طبيعة ، وكنه ، هذا العامل لم يستطع تحديده .

وتناول الباحثون من بعده ، هذه الفكرة ، بالدراسة والبحث ، حتى أصبحت الفكرة حقيقة ثابتة ، مدعمة بالأسانيد العلمية ، النظرية والعملية .

فقد أمكن إثبات وجود مجموعة كبيرة من الجزيئات الحيوية ، داخل الأنسجة النباتية ، يعزى إليها سلوك النبات فى النمو ، وهى التى تنظم ، أو تتحكم فى ، سير العمليات الفسيولوجية المختلفة . وقد يؤثر ، بعض ، هذه الجزيئات على عملية فسيولوجية واحدة ، أو أكثر ، كما قد يؤثر على العملية الفسيولوجية الواحدة أكثر من جزئ حيوى . وأصبح من الثابت ، الآن ، أن معظم ، إن لم يكن ، جميع العمليات الفسيولوجية ، تتم داخل النبات ، نتيجة لتوازن دقيق بين هذه الجزيئات الحيوية ، أو بعض منها ، على الأقل .

وعندما عرفت الهرمونات النباتية ، كجزيئات حيوية ، ظهر أن البعض منها مشجع للنمو (منشطات النمو) ، والبعض الآخر مثبط له (مثبطات النمو) وهما مجموعتين ، أساسيتين ، من مجموعات منظمات النمو النباتية ، السابق الإشارة إليهما، فى مقدمة هذا المبحث .

فلقد ظل الإعتقاد ، عند عدد كبير من الباحثين ، بضرورة وجود مثبطات للنمو، مع تلك المنشطة للنمو . وأول من أثبت وجود مثبطات للنمو هو الألمانى

Vah derlek ، حيث أجرى تجاربه على العقل الخشبية للعنب ، ووجد أن هناك معيقات لإنقسام خلاياها ، ثم تمكن من التعرف على أن البراعم الساكنة ؛ هى مصدر هذه المثبطات ، حيث تتخلق بها ، ثم تنتقل قطبياً ، معيقة ، بذلك ، من نمو ، ونشاط ، الخلايا ، التى دونها . وفى عام 1918 أشار Gassner ، إلى إمكانية التاثير على معيقات النمو المختلفة ، والتخلص من آثارها ، عند التعريض لدرجات حرارة منخفضة ، وعوامل أخرى ، وتطورت آرائه إلى نظرية الإرتباع Vernatization . كما أشار Molisch (1922) ، إلى أن فشل بعض البذور فى الإنبات ، لابد وأن يكون راجعاً إلى وجود مواد معيقة للنمو ، ومتراكمة بها . وفى عام 1944 تمكن كل من Bonner and Galstan من عزل حمض السيناميك ، من بذور بعض النباتات الساكنة ، ووجد أن له تأثير سام على النمو ، ثم تبعهما آخرون ، وتمكنوا من عزل مركب من براعم ساكنة ، فى النباتات الخشبية ، ذو علاقة بسكون البراعم ، وتثبيط نموها ، وأطلقوا عليه Dormin . أمكن ، فيما بعد ، معرفة تركيبه الكيماوى ، وتصنيعه معملياً . وفى عام 1964 تمكن كل من Liu and Carns من عزل مادة أسموها Abscisin I من لوز القطن الغير ناضج ، تسبب تساقط أوراق القطن .

ولم تكتف الدراسات الجارية بدراسة وجود مثل هذه المجموعات الهرمونية ، فى النبات ، بل تجاوز ذلك إلى فصلها ، ومعرفة تركيبها الكيماوى ، ودراسة تأثيراتها الفسيولوجية ، على نمو النبات ، وإنتاجيته . وإستطاع العلم ، تخليق عدد كبير من مشابهاتها ، بقصد إستغلالها ، إقتصادياً ، فى النواحى العملية ، لزيادة الإنتاج النباتى ، وخاصة فى مجالات الحاصلات البستانية ، والحقلية ، عن طريق التحكم بها فى تنظيم معدلات سير التفاعلات الحيوية ، داخل هذه النباتات . وقد اشتمل هذا الإستغلال لجميع الجزيئات الحيوية الطبيعية ، أو الإصطناعية المحضرة ، فالبعض كان منشطاً والآخر كان مثبطاً .

ولقد لاقت دراسة منظمات النمو النباتية ، بفرعيها الرئيسيين ، إهتماماً كبيراً ، وليس أدل ذلك إلا العدد اللانهائى ، الذى يصعب حصره ، من الأبحاث ، والدراسات المرتبطة بتأثيراتها الفسيولوجية ، فى الكتب والدوريات العلمية المعتبرة . وتختص الفصول التالية بالدراسة ، والتحليل ، لبعض أفراد من مجموعة مثبطات النمو

Growth inhibitors . ولعل أهمها حمض الأبسيسيك ABA ، والفينولات (الأحماض الفينولية – مركبات اللاكتون لحمض الكيوماريك والفلافونيدات) .

حامض الأبسيسيك Abscisic acid (ABA)

إكتشافه Discovery :

يلعب التوازن الهرمونى ، بين المنشطات والمثبطات ، دوراً هاماً فى ضبط إيقاع نمو النبات ، وتطوره ، بشكل طبيعي مبدع ، يتلاءم مع ظروفه البيئية المختلفة ، ومراحل نموه . وقد حاول كثيرون فصل مثبطات النمو ، ذوات الطبيعة الهرمونية ، من نباتات عديدة ، على خلاف المثبطات الغير هرمونية ، المتواجدة فى بعض الأنسجة النباتية ، والتى كانت معروفة منذ زمن ، وهى مركبات فينولية ، ومشتقاتها ، وناتجة عن تحولات غذائية ثانوية . وكانت أولى محاولات فصل المثبطات ، ذات الطبيعة الهرمونية ، والتى يتحقق فيها شرطى : الإنتشار فى مدى واسع من النباتات ، ونشاطها الفسيولوجى، مع تركيزاتها الدقيقة ، والمتخصصة فى كبح أوتثبيط النمو ، والتحكم فى عملية تساقط الأعضاء النباتية ، وسكون البراعم ، هى محاولات ثلاث مجموعات بحثية ، عملت منفصلة ، فى وقت واحد تقريبا ، على نباتات مختلفة . ففى مجموعة Addicott ومساعدوه ، تمت دراسة مشكلة تساقط ثمار القطن مبكراً ، قبل نضجها . وحاولوا وضع تفسيراً لذلك ، إلى أن تمكن كل من Luin and Carns (1961) من فصل ، وتنقية مادتين ، كل منهما فى صورة متبلورة ، أحدهما من جدار ثمرة القطن *Gossypium hirsutum* . والثانية ، من الثمار الصغيرة ، الغير ناضجة . وكلاهما تسبب التساقط ، أُطلق على الأولى Abscisin I والثانية Abscisin II .

وفى عام 1963 قام Ohkuma *et al* ومساعدوه ، بدراسة المواد المفصولة من القطن ، المشجعة للتساقط ، ووجدوا أن هناك إختلافات تركيبية بينهما ، إنعكس على Abscisin II ، الذى لم يظهر أثره الفسيولوجى فى التساقط فقط ، ولكنه ثبط ، وبشدة ، من نمو غمد ورقة الشوفان .

وفى الوقت نفسه حاول Wareing ومساعدوه ، تفسير لماذا تتحول براعم كثير من النباتات إلى براعم ساكنة ، فى بداية فصل الخريف ؟ ، ثم لماذا تستعيد النمو ، فى الربيع التالى ، فى نباتات القيقب *Acer sp* والبتولا ؟ . وقد اقترحوا تكوين مواد

هرمونية ، مثبطة للنمو ، فى الأوراق البالغة ، لهذه النباتات ، خلال الظروف السائدة ، فى فصل الخريف . وأن هذه المواد المثبطة ، تنتقل فى الأنسجة الحية ، وخاصة اللحاء ، إلى البراعم العليا ، وتتراكم ، كابحةً الإنقسام الخلوى ، والنمو ، فيصبح البرعم ساكناً .

وقد إستطاع Robinson *et al* ومساعدوه ، فى ذات العام 1963 ، من فصل ، وتنقية ، هذه المادة الهرمونية ، بشكل متبلور ، من أوراق القيقب *Acer sp* ، النامية تحت ظروف النهار القصير ، وقاموا بإختيارها ، وتحققوا من فعاليتها الشديدة ، مع التركيزات المنخفضة منها ، وسُمّيَت Dormin .

وفى عام 1965 قام Cornforth *et a l* وآخرون ، بدراسة الخواص الكيماوية، والفيزيائية لكلا المادتين (Dormin و Abscisin II) ووجدوا أن هناك تطابقا بينهما فى الصفات ، والتأثير الفسيولوجى . وأنه يجب أن يشار إليهما على أنهما مادة واحدة ، ووضعوا إسما شائعاً لهما ،هو حمض الابسيسيك (Abscisic acid ABA .

وخلال تلك الفترة ، أيضا تمكن Wain – Rothwell عام 1964 من إستخلاص ، وفصل ، وتنقية ، مادة متبلوة ، لها نفس الأثر الفسيولوجى ، فى كبح نمو غمد الريشة ، وتسبب التساقط ، وذلك من الثمار الغضة للكرفس الأصفر ، *Lupinus luteus* . وبإختبار صفاتها ، تبين أنها حمض الأبسبسك أيضاً (١٥ ذرة كربون) . ويبدو أن وجود حمض الأبسيسيك فى النبات ، يشجع من ظهور مثبطات أخرى شبيهة . وعلى ذلك فحمض الأبسيسيك ما هو إلا مصطلح عام يشمل الـ Dormin ، الذى يتخلق طبيعياً ، وحمض الأبسيسيك الطبيعى ، على خلاف حمض الأبسيسيك الذى تم تصنيعه . فالأخير يختلف عن مرادفه الطبيعى ، فى ترتيب وضع بعض الذرات فى الجزئ .

ويوضح الجدول التالى ، أمثلة لوجود حمض الأبسيسيك ، فى الأعضاء النباتية المختلفة :

جدول يوضح أكثر الاعضاء النباتية إحتواء على حمض الأبسيسبك فى بعض النباتات المختبرة

النبات	أكثر الأعضاء إحتواءً على حمض الأبسيسبك
الزانثم *Xanthium stramarium*	البرعم الطرفى
البتريدم *Pteriduim aquilinum*	الرايزومات
البتيولا *Betula pudescens*	الأوراق

الفاصوليا *Phaseolus vulgaris*	السوق
البطاطس *Solanum tuberosum*	الدرنات
التفاح *Pyrunus malus*	الثمار الناضجة
الخوخ *Prunus persica*	العصارة الخشبية
جوز الهند *Cocos mucifera*	الإندوسبرم
البن العربي *Coffea Arabica*	البراعم الزهرية

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن النباتات تحتوى على مواد شبهية بحمض الأبسيسيك ، من حيث النشاط الفسيولوجى ، وخاصة تثبيط النمو ، وتحفيز التساقط ، وحث السكون ، وتثبيط تفريع الجذور ، وغلق الثغور وغيرها . ويوضح الجدول التالى أهم المركبات الشبيهة ، ومصادرها :

المركب الشبيه	المصدر
١- حمض الفايزيك Phazic acid	الفاصوليا
٢- Thiaspirone	أوراق الشاى
٣- ٢ ترانس حمض الأبسيسك	ثمار الفراولة
٤- (+) Abscisyl β – D gluco-pyranoside	ثمار الترمس
٥- مثبطات β	العديد من النباتات

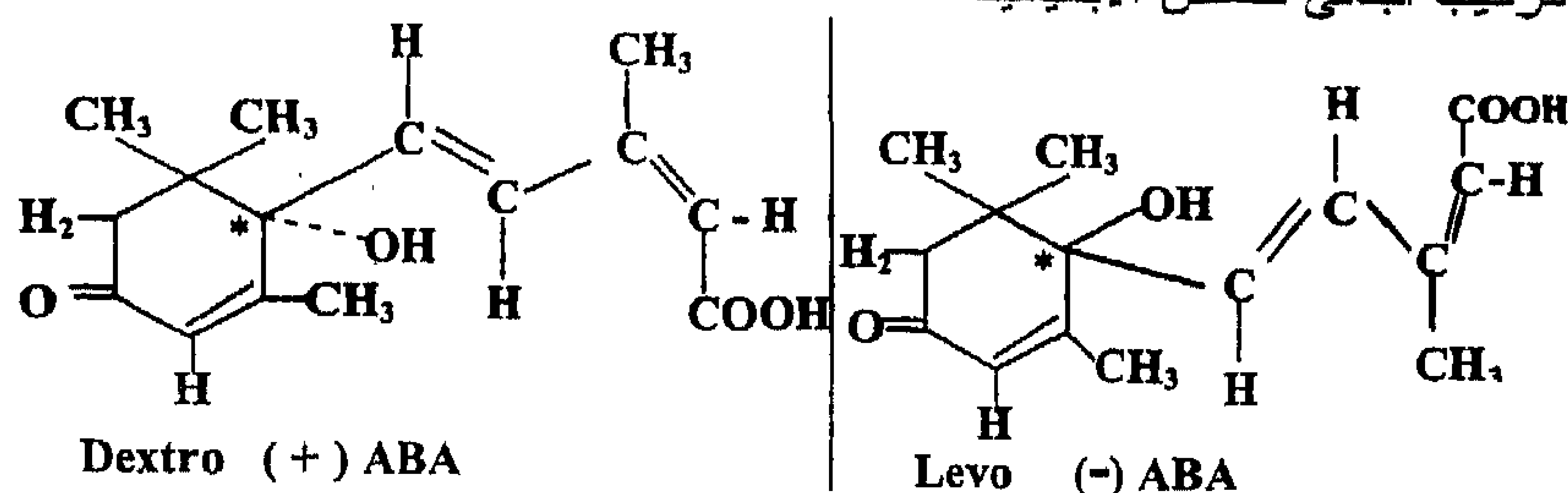
ما هو حمض الأبسيسيك ؟

لا يوجد تعريف محدد لحامض الإبسيسيك ، ولكن يمكن الإشارة إليه بأنه مصطلح ، يعنى مادة ذات طبيعية هرمونية ، تتحكم أساساً ، فى عمليتى تساقط الأعضاء النباتية ، وفى أطوار السكون ، والراحة ، والشيخوخة ، بطريق غير مباشر. أو عن طريق التداخل مع الهرمونات المنشطة الأخرى ؛ وعلى الأخص الأوكسينات ، والجبريلينات . كما أنه يؤثر على عدة عمليات فسيولوجية أخرى . فى العديد من النباتات ، وخاصة ذات العلاقة بكبح ، أو تثبيط ، النمو ، وغلق الثغور .

التركيب الكيماوى Chemical Structure

ينتمى حمض الأبسيسيك ، كيميائياً ، إلى التربينات . وهى هيدروكربونات ، غير مشبعة ، توجد فى معظم النباتات ، بشكل دهون غير قابلة للتصبن ، وهو يشبه ، فى ذلك ، الجبريلين إلا أن الأبسيسيك يتكون من تكاثف 3 وحدات من الأيزوبرين Sesquiterpene (15 ذرة كربون) تحمل مجموعة كربوكسيل واحدة ، بينما

الجبريلين يتخلق من تكاثف 4 وحدات من الأيزوبرين . ويوضح الشكل التالى ، التركيب البنائى لحمض الأبسيسيك .



ويتبين من التركيب البنائى ، لحمض الأبسيسيك ، إحتوائه على مجموعة كربوكسيل واحدة ، يمكنها أن تكوّن رابطة إستر ، مع جزئ سكر جلوكوز . وأن الجزئ يحتوى على ذرة كربون غير متناسقة (*) وهى ذرة كربون رقم ٢ . ومن هنا ، يكون له صورتين ضوئيتين ، أحدهما تحول الضوء المستقطب إلى اليمين (وهو الصورة اليمينية الدورة +) والأخرى تحول الضوء المستقطب إلى اليسار (صورة يسارية الدورة –) . كما يبدو من التركيب البنائى ، وجود مشابهان هندسيان ، لجزئ حمض الأبسيسيك ، هما 2 Trans ABA ، Cis ABA ، حول ذرة الكربون الغير متناسقة .

علاقة التركيب الكيماوى بالنشاط الفسيولوجى

وجد أن حمض الأبسيسيك ، الذى يتخلق طبيعياً ، فى الأنسجة النباتية ، من النوع اليمينى الدورة Dextro rotetory ، بينما ذلك المخلّق صناعياً ، فى المعمل ، يضم الصورتين معا ، ويصعب فصلهما ، ويستعملان معا ، فى الدراسات الفسيولوجية ، ولهما نفس التأثير الفسيولوجى . أما المشابهات الهندسية ، فقد وجد أن الأثر الفسيولوجى لحمض الأبسيسيك لا يظهر إلا مع المشابه الهندسى Trans ABA فقط. أما المشابه Cis فهوغير نشط فسيولوجياً .

التحولات الغذائية لحمض الأبسيسيك Metabolism of ABA

١- مراكز التخليق Site of Synthesis

تشير العديد من الأبحاث ، إلى أن المركز الرئيسى لتخليق حمض الأبسيسيك ، هو البلاستيدات الخضراء ، فى الأوراق المكتملة النمو ، نظراً لإرتباطه الشديد بالكاروتنيدات . إلا أن إحتمالية تخليقه خارج البلاستيدات الخضراء ، أمر لا يمكن تجاهله . ويؤكد ذلك ، إمكانية تخليق حمض الأبسيسيك فى البلاستيدات الخضراء المعزولة ، لكل من أنسجة ثمار الأفوكادو ، وأوراق الفول البلدى ، عند إمدادها

بحمض الميفالونيك ، وإحتواء أوراق الشحوب الظلامى Etiolated ، فى كثير من النباتات ، على حمض الأبسيسيك ، بدرجة أكبر ، من الأوراق الخضراء ، ويبدو أن الخلايا ، الخالية من البلاستيدات الخضراء ، يمكنها ، أيضا ، تخليق حمض الأبسيسيك . كما يمكن أن يتخلق فى قلنسوة جذور بعض النباتات ، ويتأثر مستوى حمض الأبسيسيك ، فى النبات ، بظروف الإجهاد Stress المختلفة .

٢- إنتقال حمض الأبسيسيك Transport of ABA

بينت العديد من التجارب ، التى أجريت على قطاعات مختلفة ، من سوق النباتات ، وإغماد الورقة الأولى فى النجيليات ، أن حمض الأبسيسيك ينتقل عبر الأنسجة الحية ، والغير حية ، على حد سواء . فهو ينتقل عبر أنسجة اللحاء ، وكذا عبر أنسجة الخشب ، دون إتجاه محدد ، أو آلية خاصة . ويبدو أن الإنتقال يتم قطبياً، بسهولة، وبصورة منتظمة ، من أماكن التخليق ، إلى أماكن التأثير . فهو ينتقل من الأوراق ، عبر ، أعناقها ، خلال الأنسجة الوعائية ، كما ينتقل من قلنسوة الجذر ، مما يؤثر على إستجابته الموجبة للإنتحاء الأرضى .

٣- مسار تخليق حمض الأبسيسيك Sysnthenis Pathway of ABA

دللت الأبحاث ، المستخدم فيها الكربون المشع ، أن حمض الأبسيسيك ، قد يسلك فى تخليقه ، أى من المسارين الآتيين :

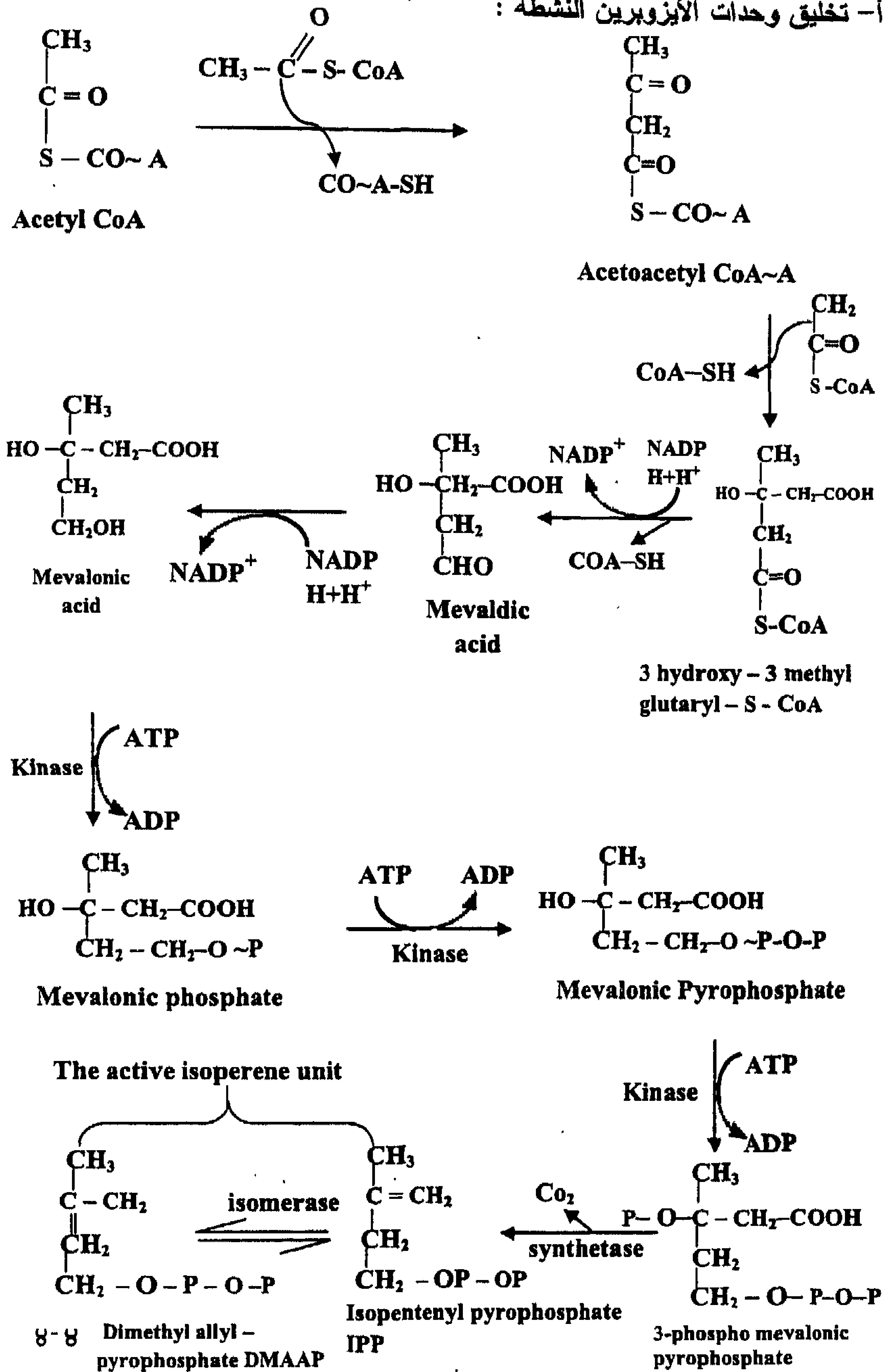
أ- مسار حمض المفالونيك Mevalonic acid pathway

يتخلق حمض الأبسيسيك بطريقة شبيهة لتخليق مجموعة الأيزوبرينات ، من المركب الوسطى خلات قرين الإنزيم أ Acetyl CoA ، عن طريق حمض المفالونيك The mevalonic acid pathway . حيث يتكاثف ثلاث جزيئات منها ، مع بعضها البعض ، لتكوين مركب سداسى الكربون مفسفر ، هو حمض المفالونيك ، الذى يفقد ذرة كربون ، على صورة CO_2 ، لتكوين مركب نشط ، خماسى الكربون ، هو وحدة الأيزوبرين Isoprene unit النشطة .

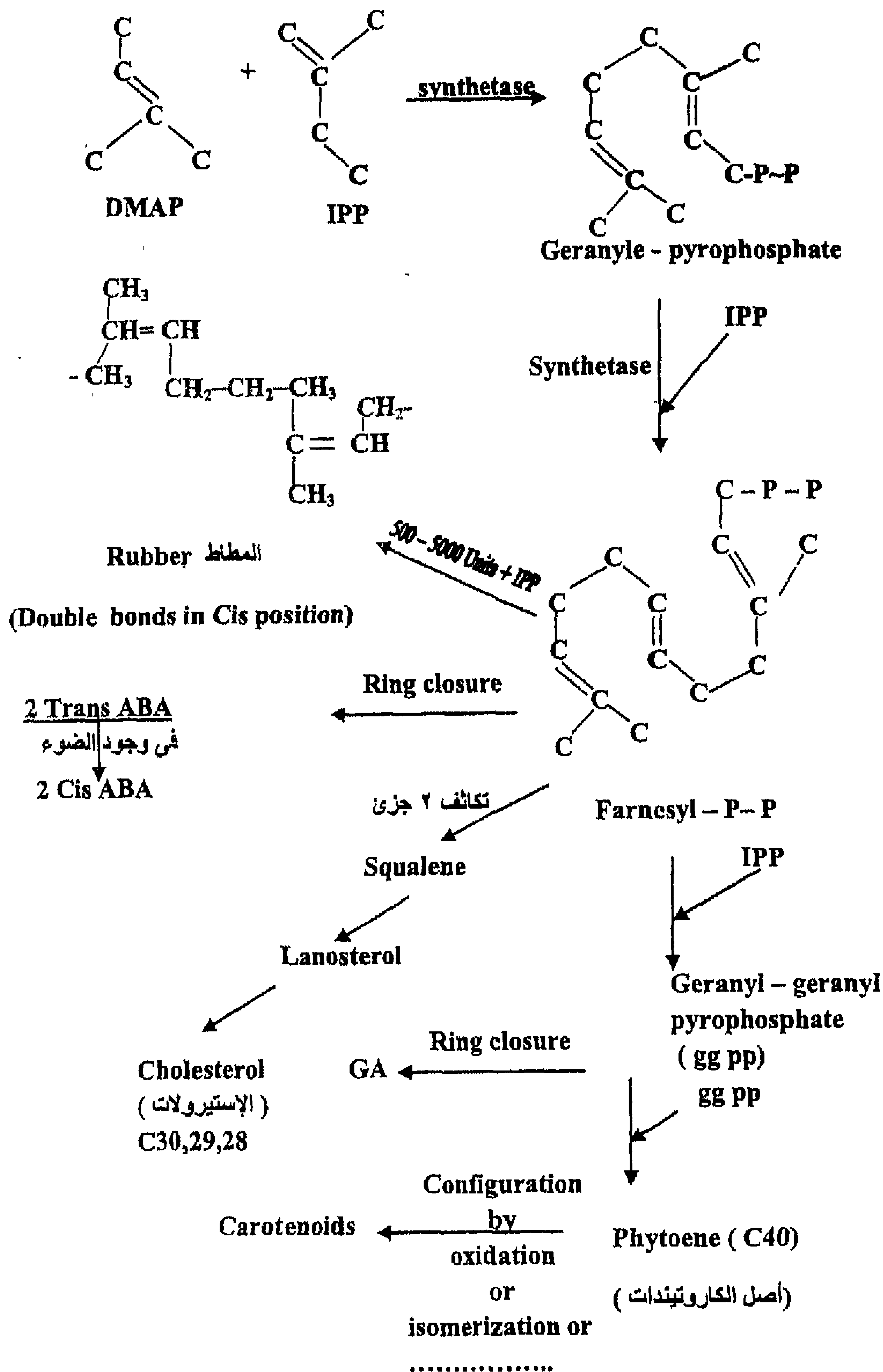
ثم تتكاثف هذه الوحدات ، بعضها مع البعض ، بتكاثف رأس – ذيل head to tail condensation ، لتكوين جميع أفراد مجموعة الأيزوبرينات . وهى ثلاث وحدات ، فى حالة حمض الأبسيسيك .

ويمكن تخليق حمض المفالونيك من الحمض الأمينى Leucine ، بدلاً من خلات قرين الإنزيم أ Acetyl CoA (راجع التحولات الغذائية للمؤلف) . ويوضح الرسم التخطيطى الآتى تلخيص هذا المسار :

أ- تخليق وحدات الأيزوبرين النشطة :



ب- تكاثف وحدات الأيزوبرين لتخليق حمض الأبسيسبك



وطريق حمض المفالونيك ، هو المسار الأساسى ، فى تخليق حمض الأبسيسيك . وقد تأكد ذلك ، بإستخدام حمض المفالونيك المشع (المرقم ^{12}C) . حيث وجد أن هناك إرتباط وثيق بين وجود حمض المفالونيك ، وحمض الأبسيسيك ، فى مختلف النباتات، وإرتباطهما معاً ، فى الأوراق ، والأجنة ، والإندرسبروم ، والثمار ، والأعضاء النباتية الأخرى . ومن الجدير بالملاحظة ، أن الصورة Trans ، المخلقة عن طريق مسار تخليق حمض المفالونيك ، هى صورة غير نشطة فسيولوجياً ، وتتخلق فى الضوء والظلام ، على حد سواء ، وتتحول ، فى الضوء فقط ، إلى الصورة النشطة فسيولوجياً Cis .

هذا . . . ، وقد سبق لنا أن ذكرنا ، أن الجبريلين ، يتخلق بطريقة مشابهة لتخليق حمض الأبسيسيك ، ولكن بتكاثف 4 وحدات من الأيزوبرين النشطة (20 ذرة كربون) بدلا من ثلاث . وينعكس ذلك على تأثيراتهما الفسيولوجية . فهما ؛ أى الجبريلين والأبسيسيك ، متضادان فى التأثير ، ومتضادان فى العديد من الإختبارات الحيوية . ومما يؤكد أن مسار تخليقهما واحد ، ويأخذ نفس الإتجاه ، وجود الإرتباط بينهما، مع إمكانية تحويل كل منهما للآخر ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية ، وأن زيادة تركيز أحدهما ، يقابله نقص فى محتوى الآخر ، كما لوحظ ذلك فى كثير من النباتات، أثناء فترة السكون ، وتفتح البراعم ، كما فى القيقب *Acer sp* ، والبتيولا، ودرنات البطاطس ، وغيرها .

ب- مسار أكسدة الكاروتينيدات Carotenoids Oxidation Pathway

سبق أن ذكرنا ، أن الكاروتينيدات تتخلق من تكاثف وحدات من الأيزوبرين النشطة ، حيث يؤدى تكاثف ثمانية وحدات منها ، إلى تكوين أول مركب كاروتينى (40 ذرة كربون) . يعتقد أنه أصل جميع الكاروتينيدات ، وهو مركب phytoene . ثم تتكون منه جزيئات الكاروتينيدات الأخرى ، بتفاعلات يتم فيها تغيير شكل الجزئ ، وبتفاعلات تشابه isomerization ، أو أكسدة oxidation ، أو نزع هيدروجين ، بفعل إنزيمات dehydrogenases ، وغيرها من التفاعلات ، لتكوين جزيئات الكاروتينيدات المنتشرة فى النباتات (راجع الجزيئات الحيوية وتحولاتها الغذائية للمؤلف).

وتتميز الكاروتينيدات بصفتين أساسيتين هما :

١- جميعها ، تقريبا ، يتكون من 40 ذرة كربون ، ويتضح فيها تتابع وحدات الأيزوبرين . وقد يتأكسد الجزئ ، كما هو الحال فى أكسدة الكاروتينات إلى الزانثوفيلات .

٢- ينقسم الجزئ إلى قسمين متناظرين ، كل منهما يتكون من 20 ذرة كربون .

وتوجد الكاوتينيدات كمكونات أساسية فى أجهزة التخليق الضوئى ، فى النباتات الراقية والأحياء الدقيقة (الكلوروبلاست والكروماتوفورات) على صورة كاورتين، وزانثوفيل ويرتبط تخليقها ، فى أجهزة التخليق الضوئى ، إرتباطاً وثيقاً ، بتخليق الكلوروفيلات النباتية ، أوالبكتيرية ، من جهة ، وحمض الأبسيسيك ، من جهة أخرى .

ولا توجد الكلورفيلات ، عادة ، بدون الكاروتينيدات ، بينما يمكن أن يحدث العكس ، كما فى الأوراق ، ذات الشحوب الظلامى Etiolated .

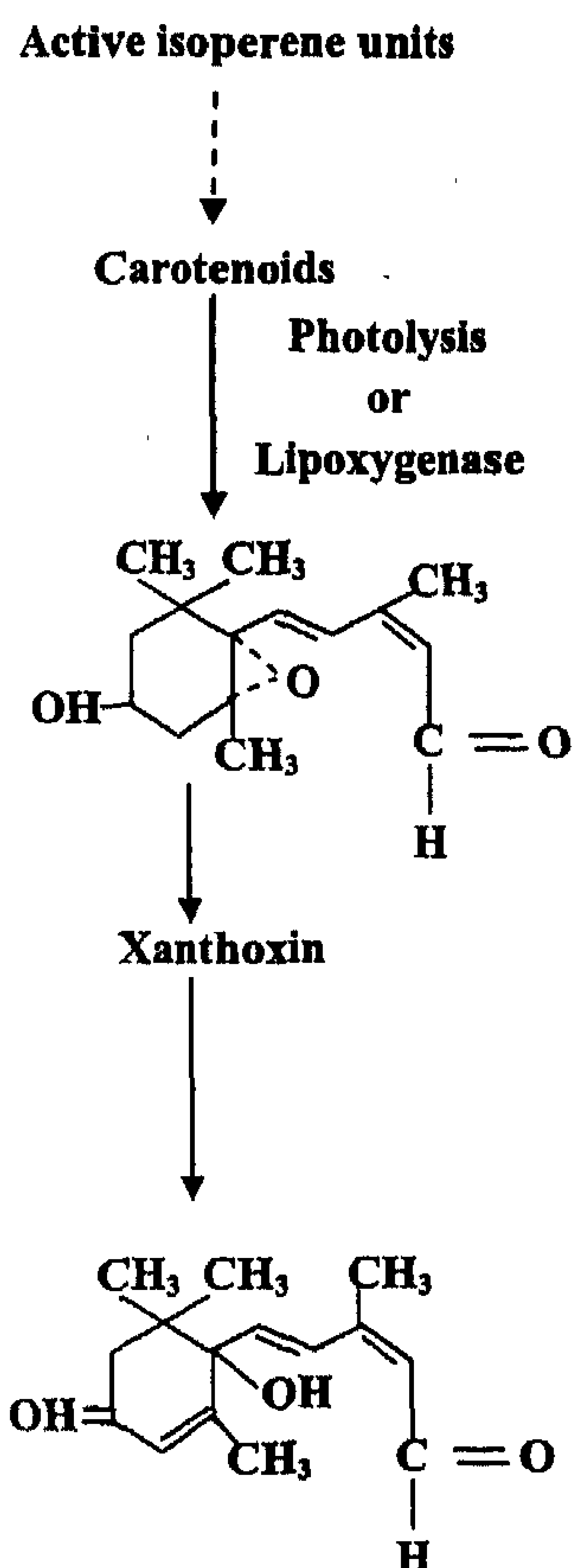
ويرتبط تكوين الكاروتينيدات بنمو الورقة ، حيث تزداد كميتها بزيادة نمو الورقة، حتى تصل إلى مرحلة البلوغ ، أو النضج . فيقف تركيز الكاروتينيدات عند مستوى ثابت ، وقد ينقص قليلاً ، بعد ذلك .

ويختلف تكوين الكاروتينيدات فى الأوراق ، عنه فى الأنسجة الغير خضراء . ففى الثمار مثلاً ، لا يبدأ تراكم الكاروتينيدات إلا بعد وصول الثمرة إلى أقصى نمو ، ثم يصل تركيزها إلى مستوى ثابت ، قد ينقص قليلاً ، بعد ذلك .

وقد حاول الكثير من الباحثين ، تفسير علاقة الارتباط القوية ، والوثيقة ، بين حمض الأبسيسك والكاروتينيدات . وقد تبين أن الفايولازانثين Violaxanthin، وهو صبغة كاروتينية ، تنتمى إلى تحت مجموعة ، توجد فى كثير من النباتات ، وهى الزانثوفيلات ، يمكنه أن يتأكسد ، إنزيمياً ، إلى الزانثوكسين Xanthoxin ، وهو مركب يشبه ، تماماً ، حمض الأبسيسيك ، فى الإختبارات الحيوية الخاصة به . كما تبين ظهور الإشعاع فى حمض الابسيسيك ، المفصول من الطماطم ، عند إستخدام الزانثوكسين Xanthoxin ، الذى يحتوى على الكربون المشع ^{14}C فى التجربة ، مع زيادة تخليق ، وتركيز ، حمض الأبسيسيك . مما يوحى بإمكانية تحويل الزانثوكسين إلى حمض الأبسيسيك ، بسهولة . ومع هذا ، فإن مراحل هذا التحول ، أو مركباته الوسيطة ، لم يمكن تحديدها بعد . ولذلك أقترح ، أن يكون الزانثوكسين هو المركب الوسطى ، بين الكاروتينيدات وحمض الأبسيسيك . ويرى المعارضون ، لهذا المسار ،

أن حمض الأبسيسيك يمكنه أن يتخلق ، حيوياً ، فى الأوراق النشطة الحديثة ، وكذا فى الأوراق المسنة ، فى النباتات ، دون الحاجة إلى وجود الكاروتينيدات.

بينما يرى آخرون ، أن الكاروتينيدات قد تعمل على تنظيم تخليق حمض الأبسيسيك ، عند المستوى المطلوب ، فى النبات . ويوضح الشكل التخطيطى الآتى مسار أكسدة الكاروتيندات لتخليق حمض الأبسيسيك :



حمض الأبسيسيك ABA

المسار المقترح لتخليق حمض الأبسيسيك من أكسدة الكاروتينيدات (Redrawn , 1976)

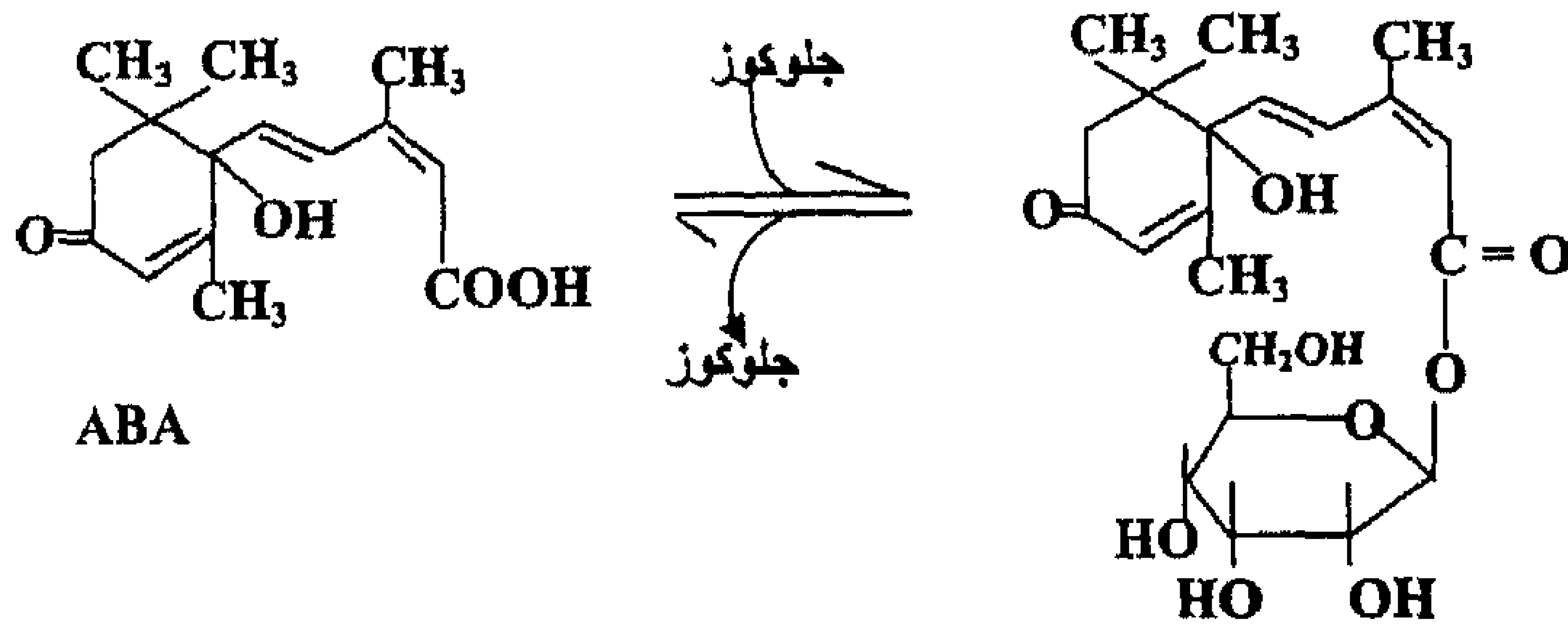
هدم حمض الأبسيسيك Breackdown of ABA

لا يترك حمض الأبسيسيك أثراً ، بعيد المدى ، على النباتات المعاملة . فتأثيره التثبيطى مؤقت ، فقط ، أى سرعان ما تستعيد النباتات ، المعاملة ، نشاطها الفسيولوجى ، من جديد . وقد يرجع ذلك لقدرة النبات على هدمه ، أو أكسدته ، وإبطال تأثيره المثبط ، بسهولة ، أو تحويله إلى صورة خاملة فسيولوجياً .

ومن المعتقد ، أن هدم حمض الأبسيسيك ، يتم بصورة عكسية لتخليقه . ولو أن ذلك لم يتأكد بعد ، علاوة على أن تفاعلات الهدم تتطلب فترة زمنية ، تزيد عن الفترة التى يمكن بها إستعادة النبات لحيويته ، ونشاطه ، بعد المعاملة . وهناك عدة إحتمالات ، مقترحة ، يمكن للنبات بها تثبيط نشاط حمض الأبسيسك ، أو فقد فعاليته السريعة منها :

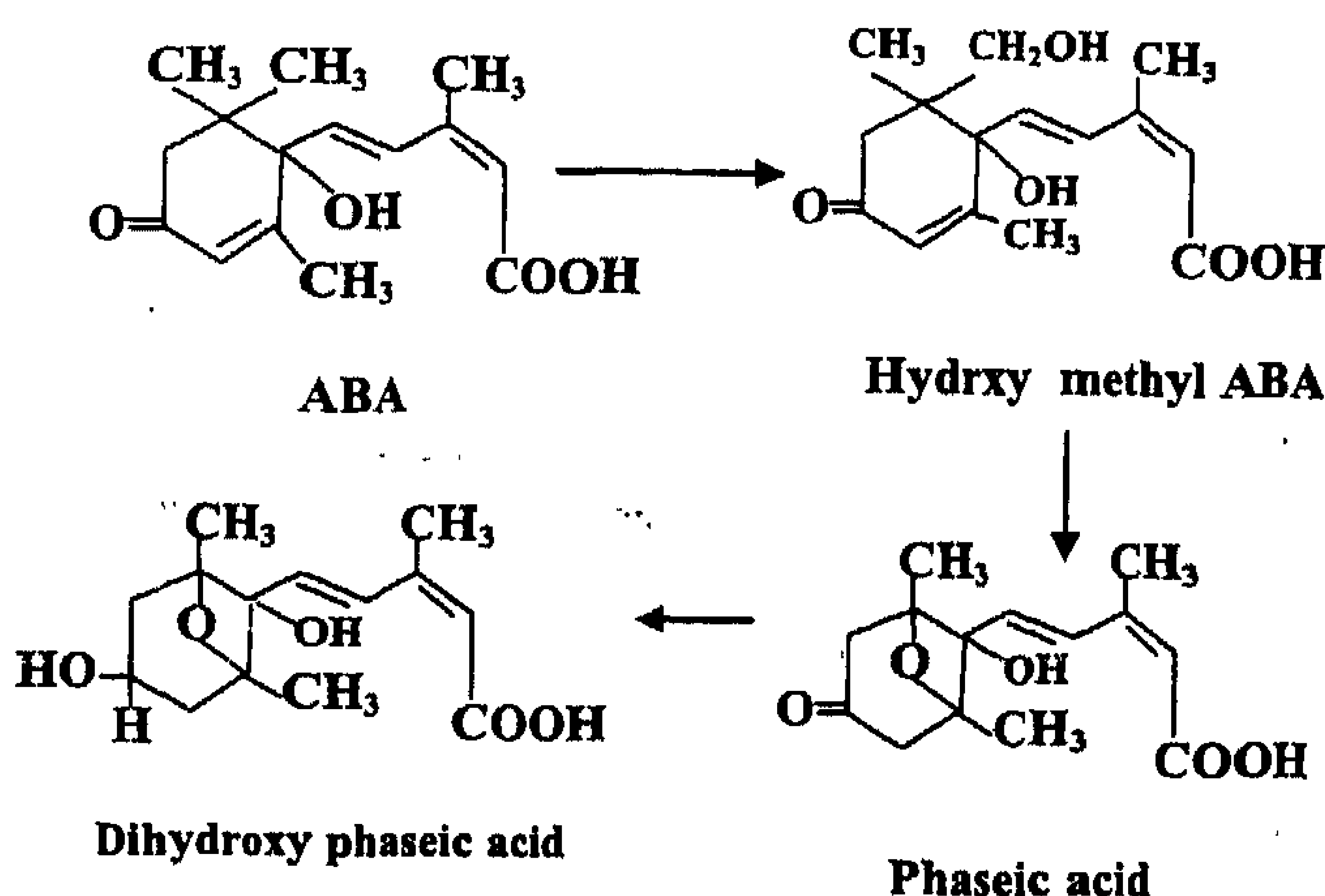
١- العلاقة الوثيقة بين الجبريلينات وحمض الأبسيسيك ، وإمكانية تحويل كل منهما للآخر ، خلال نفس مسار التخليق والهدم .

٢- تحويل حمض الأبسيسيك الحر ، إلى صورة مرتبطة ، بإتحاده مع جزئ سكر ، وتكوين صورة جلوكوسيدية Abscisyl glucoside . أو بإتحاده مع كحول الميثايل ، أو الإيثايل ، وتكوين صورة إسترية . ولو أن الصورة الإسترية لم يتمكن من إثبات وجودها ، فى الأنسجة النباتية ، بعد حسب : -



Abscisyl glucoside pyranose والتفاعل قابل للانعكاس

٣- قدرة النبات على أكسدة حمض الأبسيسيك إلى حمض فازييك Phaseic acid ، وثنائى هيدروكسى حمض الفازييك Dihydroxy phaseic acid حسب :



والمركبان الأخيران مركبان (الصورة المؤكسدة والمختزلة) عديما النشاط الفسيولوجى .

٤- تحويل الصورة Cis النشطة ، إلى الصورة Trans الخاملة ، فسيولوجياً .

مصادر ووجود حمض الأبسيسيك فى النبات :

Occurance of Abscisic acid in the plant

أمكن عزل حمض الأبسيسيك من جدار ثمار القطن ، ومن بعض أنواع الحشائش ، ونخيل جوز الهند ، والفول ، والبطاطس ، والتفاح ، والخوخ ، والورد . كما وجد أن معظم أجزاء النبات ، تحتوى على هذا الحامض ، مثل ، الأوراق ، والسوق ، والبراعم ، والدرنات ، والريزومات ، وفى جميع الأعمار ، وكذلك فى حبوب اللقاح، وأغلفة البذور . وقد وجد حمض الأبسيسيك ، كذلك ، فى مختلف أفراد المملكة النباتية ، كالسراخس ، والحزازيات ، ومغطاة البذور ، ومعراة البذور ، كما ثبت وجوده فى الطحالب . وفى جميع النباتات . و الثمار هى أعلى الأعضاء النباتية احتواء على حمض الأبسيسيك ، وكذا النباتات المعرضة للذبول .

الكشف والتقدير الكمى لحمض الأبسيسيك : Detection and Estimation of ABA

لما كان الرأى الراجح فى تخليق حمض الأبسيسيك ، هو طريق حامض الميفالونيك ، خلال سلسلة من التفاعلات ، قريبة الشبه بتلك التى تحدث عند تكوين الجبريلين ، ولكن تحت ظروف النهار القصير ، حسب :



فقد أستغل ذلك المسار للكشف عن تخليقه ، أو مركباته الوسيطة ، وتقديرها كمياً .

ويتم ذلك إما بطرق كيماوية ، أو بطرق طبيعية ؛ عن طريق إستخدام الفصل الغازى اللونى المزود بكاشف أسر الإلكترون المزدوج Gas chromatography D P . كما يمكن تقديره ، أو مشتقاته ، بطرق بيولوجية . وتعتمد معظم الطرق البيولوجية ، المستخدمة فى تقديره على تأثير حمض الأبسيسيك الفسيولوجى ، فى تثبيط النمو ، وتحفيز التساقط ، وسكون البراعم ، وغلق الثغور ، بعكس اختبارات الأوكسين والجبريلين . ومن أمثلة الطرق البيولوجية المستخدمة ، إختبار نمو القمة النامية فى بادرات النجيليات ، والسويقة تحت الفلقية للشوفان ، وبادرات الأرز . وهذه الطرق ، المختلفة ، متشابهة التأثير ، ولا يمكن التفضيل بين بعضها و بعض ، فى التقدير الكمى.

الأدوار الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك Physiological Roles of ABA

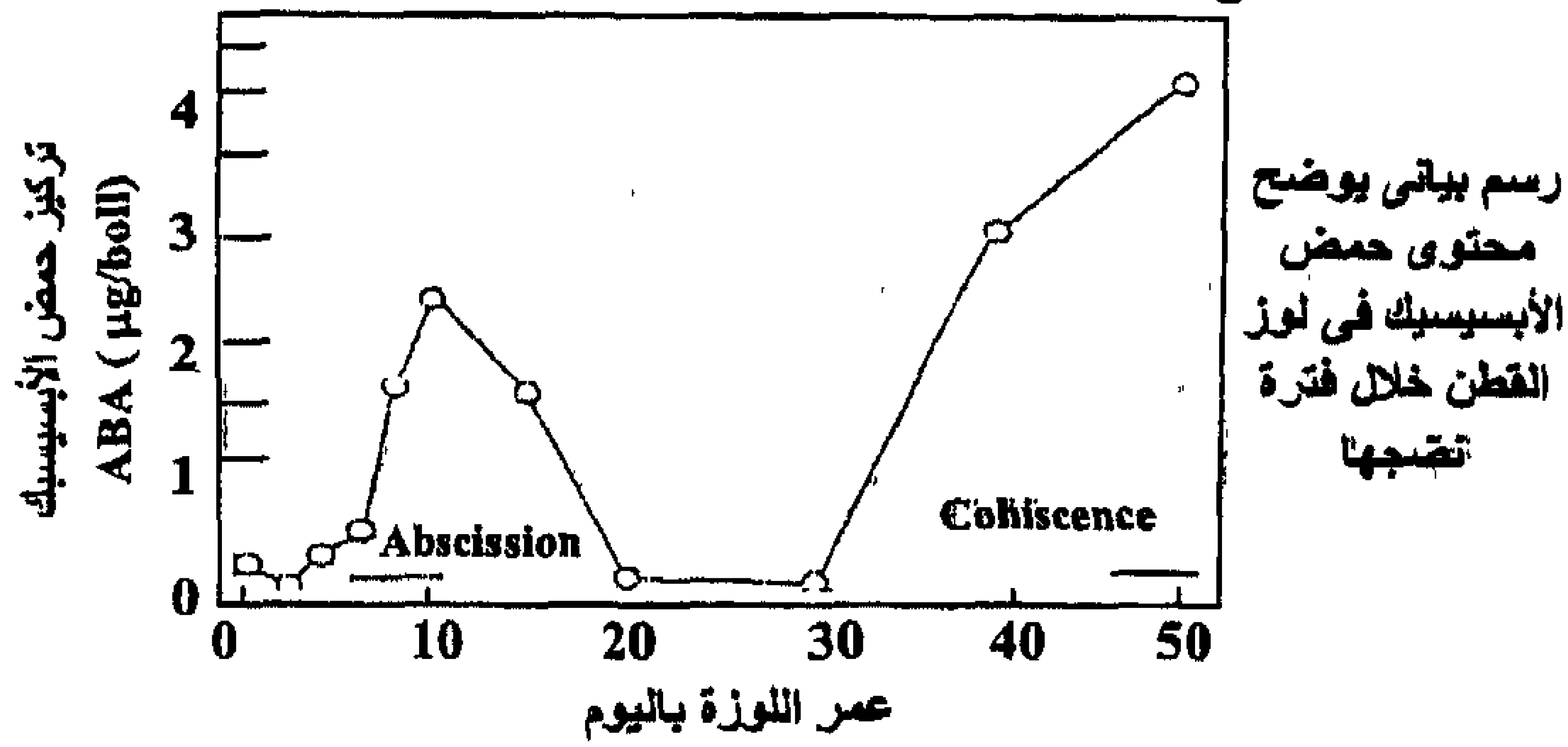
يثبط حمض الأبسيسيك ، أو يكبح ، من إستجابة النباتات لمنشطات النمو . فهو والجبريلين متضادان فى التأثير ، ومتنافسان ، خاصة على الإنبات ، والنمو الخضرى . وهو أمر متوقع . فكلاهما يتخلق من أصل واحد ، هو حمض الميفالونيك ، وبإختلاف الظروف يختلف الناتج ، وما يستتبعه من إختلاف التأثير، تنشيطاً أو تثبيطاً .

ويمكن تلخيص أهم التأثيرات الفسيولوجية ، لحمض الأبسيسيك ، على النبات فى التأثيرات الآتية :

أ- التأثيرات المورفولوجية :

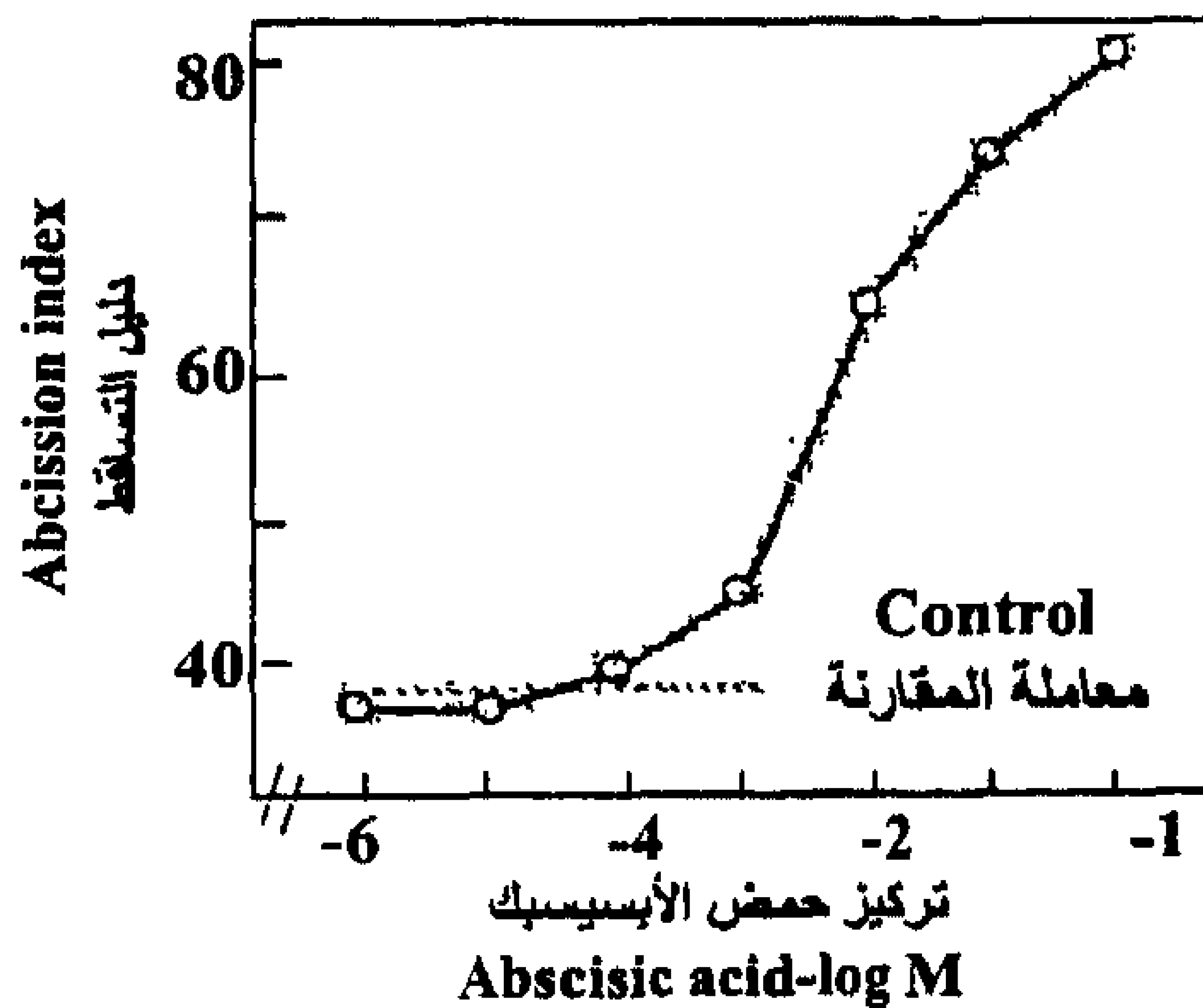
١- التساقط Abscission :

يشجع وجود حمض الأبسيسيك من تساقط الأوراق ، و الثمار ، فقد لوحظ عند تقدير حمض الأبسيسيك ، يومياً ، أثناء مرحلة تكوين الثمار ، فى القطن بدءً من العقد، وحتى تفتح اللوز bolls ، إرتفاع تركيزه فى فترتين : **الأولى** ، عند اليوم الثانى عشر ، **والثانية** ، عند اليوم الخمسين من العقد . وقد توافق ذلك مع تساقط Abscission الثمار ، الغير ناضجة ، فى الأولى ، ومع تفتح اللوز ، الناضج ، فى الثانية ، كما يوضح ذلك الشكل التالى :



رسم بيانى يوضح محتوى حمض الأبسيسيك فى لوز القطن خلال فترة نضجها

وفى تجارب أخرى ، على بادرات القطن ، والفاصوليا ، والكوليس ، وغيرها ، المنزوعة الأنصال ، وجد أن إضافة حمض الأبسيسيك ، إلى أعناق الأوراق ، أدى إلى سقوطها ، وأنه يكفى ، فقط ، تركيز 10^{-4} مول ، لإحداث هذا الأثر . وأن تأثيره فى ذلك، قد يكون تأثيراً مستقلاً ، عن تأثير الهرمونات الأخرى . فإذا ما تم إضافة حمض الأبسيسيك ، على أعناق بعض الأوراق ، والأكسينات على أعناق الأوراق المقابلة ، فإن لكل منهما تأثير مستقل ، بمعنى سقوط الأعناق المعاملة بالأبسيسيك ، وعدم سقوط الأعناق المعاملة بالأوكسينات كما يوضحه الشكل :

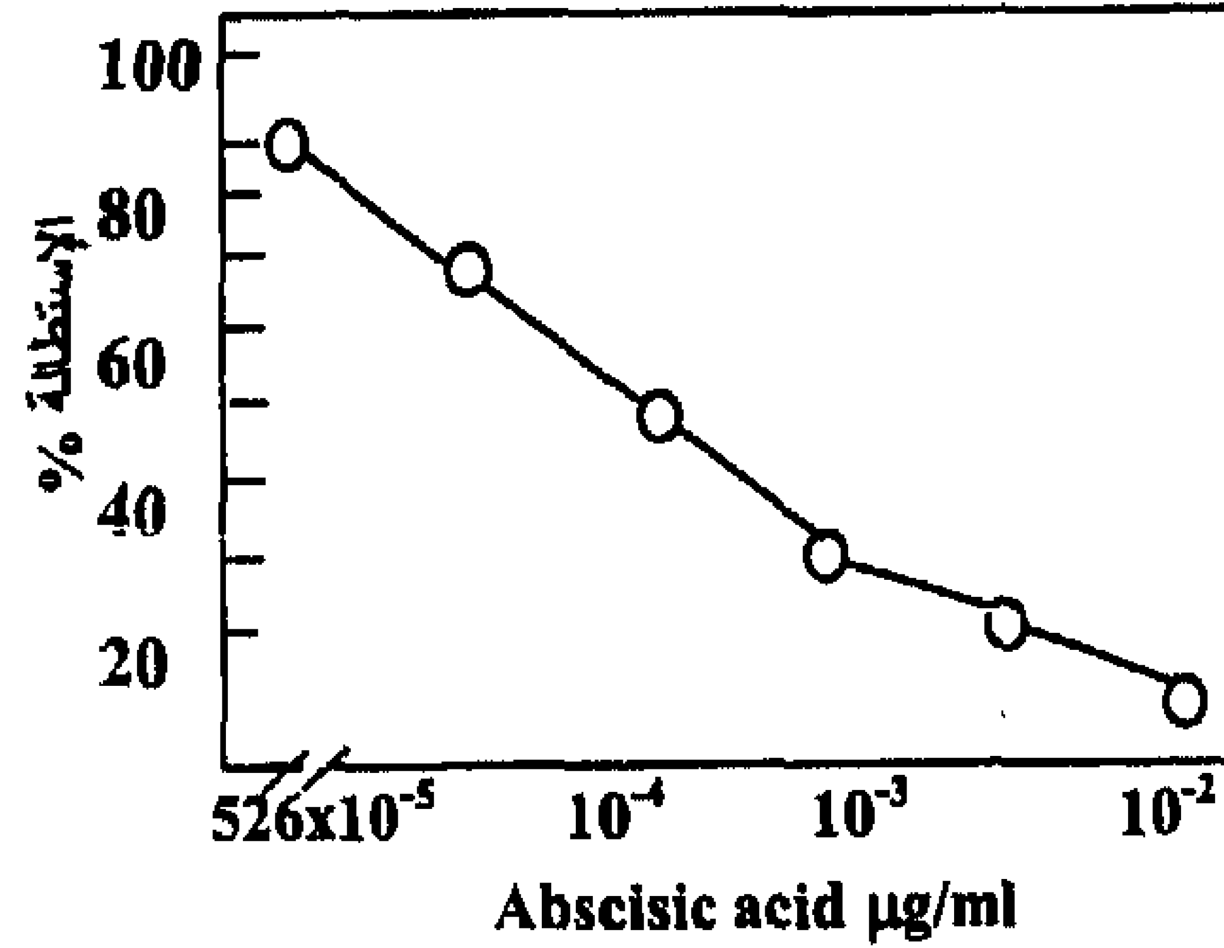


شكل بيانى يوضح تأثير حمض الأبسيسيك على سقوط بادرات القطن المنقولة

كما وجد أن إضافة الاثنين معا (NAA + ABA) ، فإنه يمكن للأوكسين أن يعادل تأثير الأبسيسيك ، فى النظام المتصل . ويرجع تأثير الأبسيسيك فى التساقط ، إلى تأثيره المثبط ، على الإنقسام الخلوى ، فى منطقة الإنفصال ، والمنشط ، لإنزيمات التحليل المائى ، الخاصة بمواد الجدار الخلوى ، والصفيحة الوسطى ، حيث لوحظ إرتفاعاً ملحوظاً فى نشاط إنزيمات cellulase و pectinase و proteases ، إثرَ المعاملة بالأبسيسيك .

٢- نمو الساق Stem growth

لوحظ عند إضافة حمض الأبسيسيك ، تثبيط نمو الساق ، فى الكثير من النباتات ، كما فى الشكل .



رسم بيانى يوضح تأثير حمض الأبسيسيك على نمو قطع غمد القمح (معبراً عنها بالنسبة المئوية للطول)

ويزداد التأثير ، وضوحاً ، بزيادة تركيز حمض الأبسيسبك المستخدم . فتبدو السوق متقزمة ، وتقترب السلاميات ، والعقد ، من بعضها ، وتبدو الأوراق متوردة Rosette ، وقد يوقف حمض الأبسيسيك النمو الخضرى ، تماماً . ولا يقتصر التأثير التثبيطى على سلاميات الساق فقط ، ولكنه لوحظ مع السويقات الجنينية تحت الفلقية ، والجذور ، وأغماد الأوراق ، فى البادرات المختبرة ، وحتى فى النباتات الحولية ، التى لم تألف سكون البراعم . والتأثير التثبيطى لحمض الأبسيسيك تأثير مؤقت ؛ أى سرعان ما تستعيد النباتات نموها ، إذا زال أثر وجود حمض الأبسيسيك .

ويتشابه أثر حمض الأبسيسيك مع تأثير الضوء ، فى تثبيط نمو الساق ، أو الجذر ، فقد وجد أن الضوء يثبط نمو جذور البسلة ، تماماً ، كما يسببه إضافة حمض الأبسيسيك . ويرجع ذلك ، إلى زيادة محتوى حمض الأبسيسيك الداخلى ، فى الجذور المعاملة .

٣- السيادة القمية Apical dominance

عند معاملة بادرات الخوخ ، الصغيرة ، بحمض الأبسيسيك ، لوحظ تفرعها ، ونموها المتورد ، نتيجة لما سببه من تثبيط نمو الساق وتقارب العقد . وفى نفس الوقت ، أدى حمض الأبسيسيك إلى زيادة سمك الساق ، بنسبة 50 % . كما لوحظ أن معاملة قمة ساق Silene به ، سببت إختزال نمو الساق الطولى ، بنسبة 50 % أيضا ، مع تشجيع نمو البراعم الجانبية ، إلى أربعة أضعاف ، عددها الطبيعى . وقد عزى ذلك إلى تأثير حمض الأبسيسيك فى تثبيط السيادة القمية . وقد تأكد ذلك ، بعد ملاحظة أن معاملة البراعم الجانبية بحمض الأبسيسيك ، فى بداية نشاطها ، أوقف ، تماماً ، إستمرار نموها ، ولو مؤقتاً ، حتى إزالة السبب . فقد لوحظ أن زيادة تركيز الأوكسين الداخلى ، فى غمد الريشة ، عن طريق الإضافة الخارجية ، تمنع ظهور أثر إضافة حمض الأبسيسيك ، التى يمكن أن تحدث بدون الإضافة الخارجة للأوكسين ، وخاصة فى النباتات المتصلة.

٤- الشيخوخة Senescence

لوحظ أن معاملة الأوراق المفصولة ، من نبات أبوخنجر *Tropaeolum majus* ، بحمض الأبسيسيك أدى إلى تحولها ، إلى اللون الأصفر ، ثم البنى ، ويرجع ذلك ، إلى نقص واضح فى الكلورفيلات ، والبروتينات ، والحمض النووى الريبوزى RNA ، وهى العلامات المميزة للشيخوخة .

ويمكن التغلب على هذا التأثير ، بإضافة الجبريلين ، أو الكينتين ، وهى هرمونات هامة فى تأخير الشيخوخة . وترجع الشيخوخة المتسببة عن حمض الأبسيسيك ، إلى أثره الفسيولوجى فى تثبيط ، أو منع تخليق ، البروتين ، وليس إلى تحلله ، فقد لوحظ عدم تأثيره على نشاط انزيمات Proteases ، ولكنه ثبط ، فقط ، من إتحاد الأدنين المرقم ^{14}C مع الفوسفات .

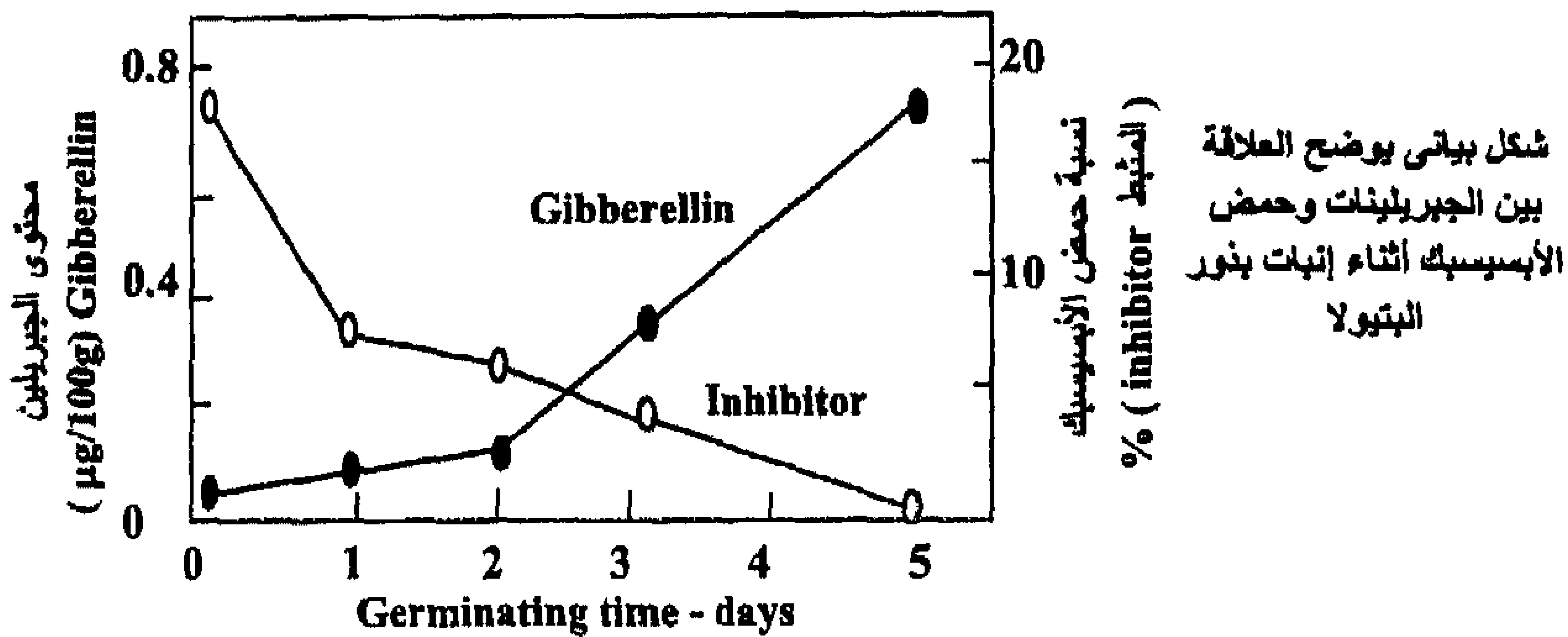
ب- التأثيرات الفسيولوجية .

١- كمون البذرة Seed dormancy

تؤدى المعاملة بحامض الأبسيسيك إلى إطالة طور السكون ، فى بذور النبات . بل أن بعض البذور ، قد لا تنبت ، إطلاقاً ، عند المعاملة به ، كما فى حالة بذور الخس . وقد وجد أن البراعم ، والبذور ، الساكنة ، تحتوى على كميات عالية من

حامض الأبسيسيك وتنخفض كميته ، إلى حد كبير جداً ، عند خروج هذه الأجزاء النباتية من طور السكون، وإستعادتها لنشاطها الفسيولوجي فى النمو . ويعتبر تأثير حامض الأبسيسيك ، فى إعادة إنبات البذور ، والبراعم ، تأثيراً مؤقتاً ، ويزول بزوال المؤثر .

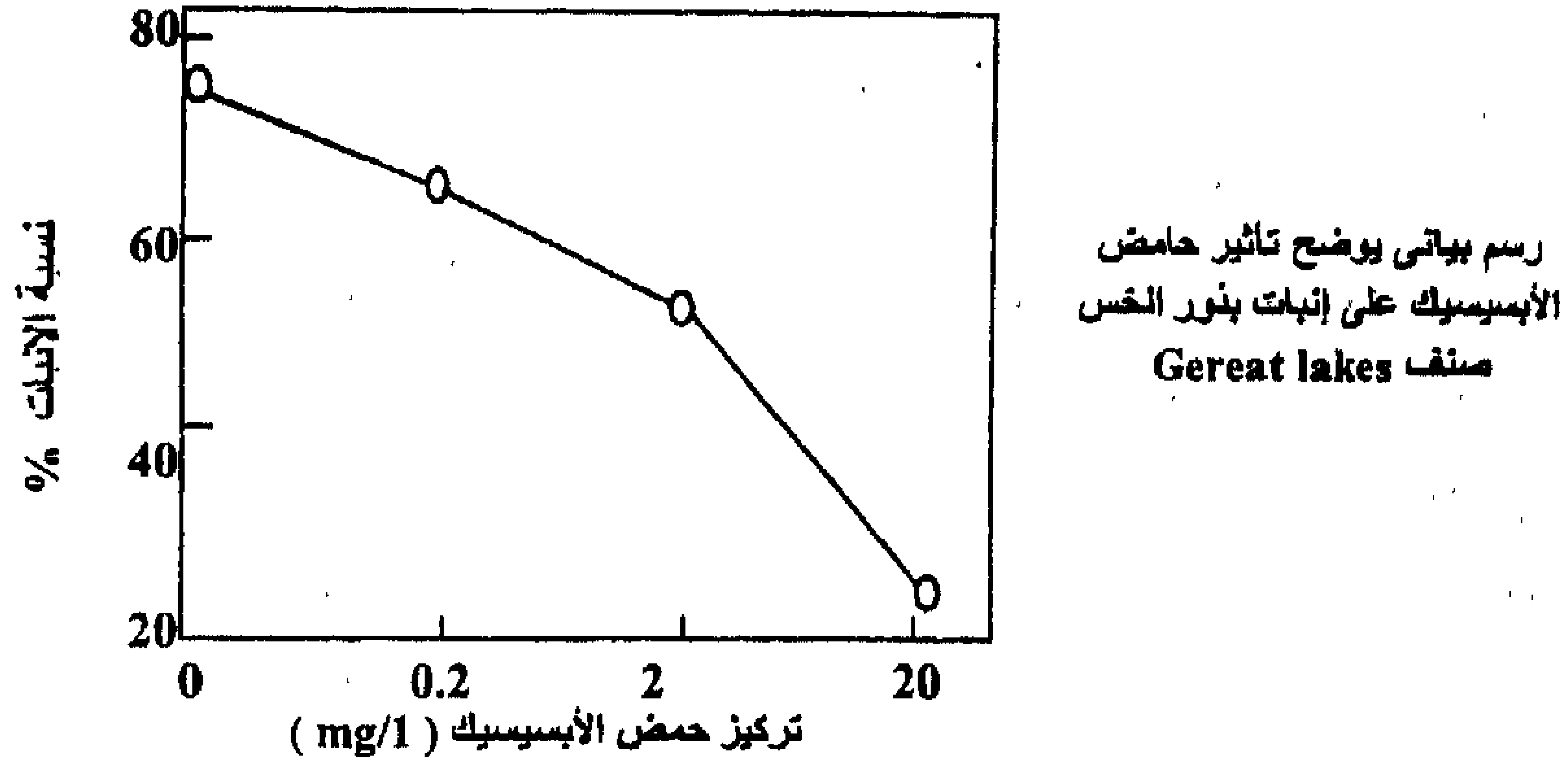
وبالرغم من أن تأثير حمض الأبسيسيك على سكون البذرة ، يعتبر تأثيراً مؤقتاً ، حيث أمكن إعادة إنبات البذور بزوال المؤثر ، إلا أنه قد وجد أن إضافة حمض الأبسيسيك إلى البذور ، فى أنواع نباتية عديدة ، أدى إلى سكونها ، وتثبيط إنباتها . وقد دعت هذه الملاحظة إلى الوقوف على أسباب سكون بذور التفاح ، والورد ، والمشمس، والدرداء ، وغيرها . فقد لوحظ إرتفاع مستواها من حمض الأبسيسيك ، وإنخفاض مستوى حمض الجبريليك فيها . ولم يكن ذلك محصوراً فى البذرة نفسها ، ولكنه تعداها إلى الأنسجة المجاورة ؛ مثل جدار الثمرة ، والأجزاء الثانوية بالبذرة . وقد تأكد ذلك، من معاملة بذور مثل هذه النباتات للتنضيد stratification (الكمر) على درجة حرارة التجمد ، ولفترات متعاقبة ، ولوحظ إنخفاض مستوى حمض الأبسيسيك بها ، وإرتفاع مستوى حمض الجبريليك كما يوضحه الشكل :



شكل بيانى يوضح العلاقة بين الجبريلينات وحمض الأبسيسيك أثناء إنبات بذور البتيولا

والعلاقة بين الجبريلينات وحمض الأبسيسيك متلازمة ، فكلاهما وحدات أيزوبرينية متكاثفة ، ويلعب التوازن الهرمونى دوراً هاماً فى حفظ النوع . ففى البذرة الناضجة ، تزداد كمية حمض الأبسيسيك ، على حساب إنخفاض حمض الجبريليك . وينعكس هذا الاتزان ، عند الانبات ، لصالح إرتفاع نسبة حمض الجبريليك ، على حساب إنخفاض الأبسيسيك . فقد أظهرت التجارب ، التى أجريت على الأجنة

المفصولة للقمح ، إتحاد حمض الميفالونيك ، ذى الكربون المشع ^{14}C (المرقم)، وإندماجه فى حمض الأبسيسيك ، مما يشير إلى وجوده فى بذور كثير من النباتات . ويوضح الرسم البيانى الآتى ، تأثير إضافة حمض الأبسيسيك على إنبات بذور الخس .



رسم بيانى يوضح تأثير حامض الأبسيسيك على إنبات بذور الخس صنف Gereat lakes

هذا . . ولم يعرف بعد ، على وجه التحديد ، كيفية حدوث هذا المؤثر، الديناميكى ، الذى يتلاءم مع ظروف الوسط البيئية . ولكن ما هو مصدر حمض الأبسيسيك الموجود بالبذرة الساكنة ؟

يبدو أن حمض الأبسيسيك يتخلق داخل البلاستيدات الأولية ، فى الأنسجة الحية ، المحيطة بالجنين ، كما يبدو أن هناك إنتقال لحمض الأبسيسيك ، من أجزاء أخرى ، فى النبات إلى البذور المتكونة . وخلال مراحل التكوين ، والإنبات ، يلعب التوازن الهرمونى ، بين حمض الأبسيسيك والجبريلين ، الدور الهام فى سكون البذرة ، وحفظ النوع ، وتنظيم الإنبات . ويؤيد ذلك العديد من المظاهر ، ***أهمها*** :

١- إمكانية دفع البذور الساكنة إلى الإنبات ، كما فى التفاح ، بإستخدام حمض الجبريليك ، ودون الحاجة إلى عملية التنضيد الصناعى . (الكمر على البارد Cold stratification) .

٢- يمكن منع البذور ، النشطة فسيولوجياً ، مثل بذور التفاح ، المعاملة بالتنضيد الصناعى ، أوالطبيعى ، من الإنبات ، بمعاملتها بحمض الأبسيسيك .

٣- تشابه تركيز الجبريلينات ، وحمض الأبسيسيك ، فى البذرة الساكنة والنشطة ؛ على حد سواء ، وهو ما يؤكد تحول كل منهما للآخر ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية .

٢- إنبات البذور Seed germination

وجد أن المعاملة بحمض الأبسيسيك تثبط من نشاط إنزيم الإنفرتيز (السكريز) ، فى بذور البنجر ، كما يثبط من تخليق الأحماض الدهنية ، أثناء إنبات البذور الزيتية ، ويترتب على ذلك ، إعاقة تخليق الأحماض النووية ، وإنبات مثل هذه البذور . وتشير الأبحاث ، إلى أن حمض الأبسيسك يثبط من إنبات البذور ، حتى وإن توافر تركيز مناسب من الجبريلين ، أو السيتوكينتين ، أو كلاهما معاً . وهى المعروفة بتشجيع معدل ، وسرعة ، الإنبات . وقد يرجع ذلك ، إلى التأثير التثبيطى لحمض الأبسيسيك ، على إنزيمات تحليل النشا ، كما وجد فى حبوب الشعير المستنبته ، وهى العملية التى يشجعها الجبريلين . كما أن حمض الأبسيسيك يمكنه إبطال الأثر التثبيطى للجبريلين ، مع إنزيم amylase ∝ ، فى الحبوب ، والـــ Protenases ، فى البذور البقولية ، والـــ Ribonucleases ، وغيرها من إنزيمات التحليل المائى الأخرى .

٣- سكون البراعم Bud Dorancy

وجد أن حمض الأبسيسيك يطيل فترة سكون البراعم ، فى الأشجار الخشبية . وقد يرجع ذلك ، إلى تأثيره التثبيطى على تخليق الحمض النووى الريبوزى RNA ، وبروتينات خاصة . وأثبتت التجارب ، أنه يمكن التحكم فى سكون البراعم ، فى كثير من النباتات ، بإستخدام صورة من التوازن الهرمونى ، بين الجبريلين وحمض الأبسيسيك . فقد أوضحت المشاهدات العملية ، أن براعم النباتات الخشبية ، النامية فى المناطق المعتدلة ، مثل ، القيقب السكرى *Acer sp* ، والبتيولا ، والدردار ، والتى تدخل فى طور السكون ، مع الخريف ، وظروف النهار القصير ، وتتوقف عن النمو ، والتى تعرف بالبراعم الشتوية ، وهى براعم مغطاة بأوراق حرشفية ، تعرف بحراشيف البراعم ، يتراكم بها تركيز مرتفع من حمض الأبسيسيك ، ومنخفض من الجبريلين . وعند إستعادتها للنمو ، والنشاط ، خلال الربيع ، ومع ظروف النهار الطويل ، يلاحظ إنعكاس هذا الإتزان ، لصالح إنخفاض نسبة حمض الأبسيسيك ، وزيادة تركيز الجبريلين، وتتحول السلاميات القصيرة المتقزمة ، فى البرعم ، إلى

سلاميات أطول ، والبدايات الورقية الكثيفة ، إلى أوراق خوصية ظاهرة . وقد عزى البعض ، أسباب تراكم حمض الأبسيسك ، فى البراعم الساكنة ، إلى ظروف النهار القصير ، وعدم كفاية الدورة الضوئية ، لتجميع ، وتراكم ، الجبريلينات . حيث إنعكس ذلك الأثر ، تحت ظروف النهار الطويل ، وساعدت على تحويل حمض الأبسيسيك إلى حمض الجبريليك ، المنشط للبراعم الساكنة ، فتتحول إلى براعم نشطة .

ويبدو أن فترة الظلام الطويل ، فى ظروف النهار القصير ، هى الظرف الملائم لتخليق حمض الأبسيسيك ، فى الأوراق الناضجة ، أى أنها هى المستقبلة لتأثير الليل الطويل . ثم ينتقل الهرمون المتكون (ABA) من مكان تخليقه ، فى الأوراق الناضجة ، عبر أنسجة اللحاء ، إلى البراعم ، حيث يتراكم بها ، إلى الحد الذى يدفعها للدخول فى طور السكون . وخلال مرحلة الشتاء ، تتعرض البراعم ، فى الظروف الطبيعية ، إلى درجة الحرارة المنخفضة السائدة ، وبحصولها على إحتياجاتها الحرارية المنخفضة، المصاحبة لظروف النهار الطويل ، فى الربيع التالى ، تتحول ، نسبة كبيرة من حمض الأبسيسيك ، إلى جبريلينات ، دافعة البراعم الساكنة إلى النمو ، والنشاط ، حيث يكون الإتزان الهرمونى ، بين الجبريلين وحمض الأبسيسيك ، لصالح النمو والنشاط . أى أن نشاط البراعم يعتمد ، بصفة أساسية ، على الإتزان الهرمونى بينهما . وقد تأكد هذا الإعتقاد ، بإمكانية دفع البراعم النشطة للسكون ، عند معاملتها بحمض الأبسيسيك ، وهو عنصر أساسى ، ومهم ، للتثبيط .

ويرى البعض ، أن التثبيط يتم عبر مركب وسطى ، يعرب بأسماء عديدة ، بإختلاف النباتات ، وهو فى حالة البراعم الساكنة ، فى البطاطس ، يطلق عليه المثبط B ، والذى تنخفض كميته مع النشاط .

٣- التزهير والنسبة الجنسية Flowering and Sex Expression

يبدو أن تأثير حمض الأبسيسيك ، على التزهير ، وخاصة فى نباتات النهار الطويل، هو تأثير غير مباشر ، حيث يثبط إستخدام الهرمون الخارجى ، من النمو الخضرى ، و يدفع البراعم نحو السكون ، وهى عملية فسيولوجية سابقة للتزهير .

ويتباين تأثير حمض الأبسيسيك على التزهير ، بتباين النباتات ، فمعظم النتائج المتحصل عليها متناقضة ، فقد وجد أن حمض الأبسيسيك دفع نباتات الفراولة Strawberry ، والعليق Black berry ، وهى نباتات نهار قصير ، إلى التزهير،

تحت ظروف النهار الطويل . وإذا لم يستخدم الهرمون ، تظل هذه النباتات فى مرحلة النمو الخضرى ، تحت هذه الظروف . ومن ناحية أخرى ، وجد أن حمض الأبسيسيك ثبط من إزهار نباتات النهار الطويل ، كالسبانخ ، والروان Lolium . وهنا نتساءل ما هى آلية عمل حمض الأبسيسيك فى هذه النباتات ، وتلك ؟ .

ففى حالة نباتات النهار الطويل ، منع حامض الأبسيسيك حدوث الإزهار ، منعاً كاملاً ، وإذا كان النبات مزهراً ، وعومل بالحامض توقف الإزهار . وبناء على هذه النتائج ، فإنه من المحتمل أن يكون حمض الأبسبسيك هو المادة الفعالة المعيقة للإزهار، التى تتكون فى أوراق نباتات النهار الطويل ، عند تعريضها لظروف النهار القصير . وفى حالة نباتات النهار القصير ، شجع حمض الأبسبسيك من التزهير ، حتى إذا نقلت النباتات إلى ظروف النهار الطويل ، ويبدو أن آلية ذلك لم تعرف بعد .

أما عن تأثير حمض الأبسيسيك على النسبة الجنسية Sex ratio ، فإن الأبحاث المنشورة ، فى هذا المجال ، والتى تحت أيدينا ، محدودة للغاية ، فقد أشير إلى أن إستخدام حمض الأبسبسيك ، يمكنه العمل على إنعكاس تأثير حمض الجبريليك ، فى تكوين أزهار مذكرة ، على النباتات المؤنثة ، للقنب الهندى ، ولكنه يفشل فى العكس . أى لا يمكنه تكوين أزهار مؤنثه ، على النباتات المذكرة . ولم يتأكد بعد عما إذا كان لحمض الأبسبسيك دورا ما فى تغيير النسبة الجنسية أم لا .

٥- الإثمار وتكوين البذور Fruiting and seeding development

وجد أن ، الثمار والبذور الناضجة ، هى أكثر أعضاء النبات إحتواءً على حمض الأبسيسبك ، فقد دللت الإكتشافات المبكرة للهرمون ، على وجوده فى نسيج ثمرة الأفوكادو Avocado ، والقطن ، والترمس ، والكمثرى ، والعنب ، وأن تركيز هذا الهرمون يزداد مع تقدم الثمرة فى النمو ، وتطور البذور نحو النضج . كما لوحظ تجمع مشابه لحمض الأبسيسبك فى حبوب القمح ، عند بداية نضج الحبوب ، ويلى ذلك ، فى جميع الحالات ، إنخفاض قليل عند تمام النضج . كما أوضحت التجارب ، أن إستخدام الجرعات المرتفعة من حمض الأبسيسبك ، رشاً ، على نباتات التفاح ، والبرتقال ، أو الثمار المتكونة ، لم تؤثر على تكوين الثمار ، وربما تكونت ثمار بكرية

، كما فى الورد . فما هو الدور الذى يلعبه حمض الأبسيسبك فى تكوين الثمار والبذور ؟ يبدو أن المعلومات المتوفرة عن ذلك غير كافية .

٦ - تكوين الدرنات فى البطاطس Potato Tubers Formation

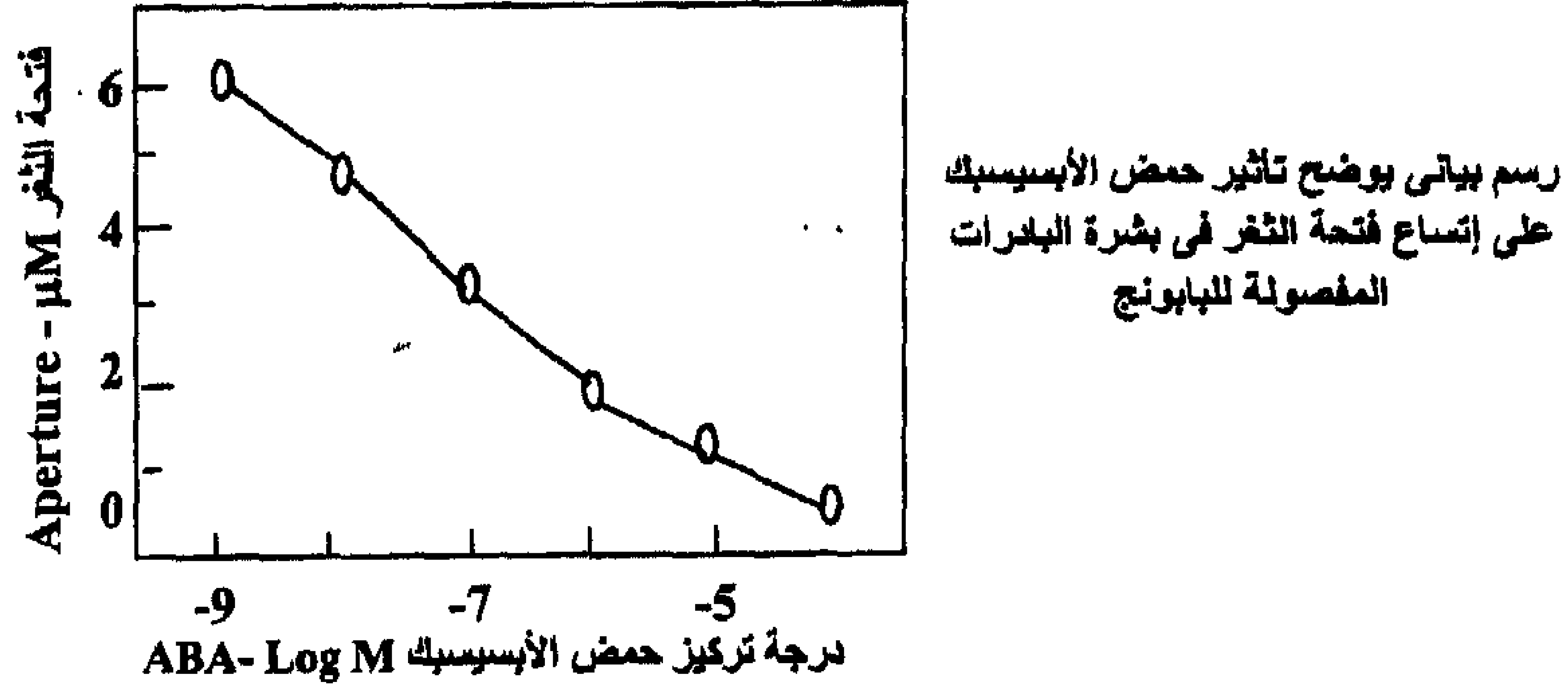
درس تأثير المعاملة بحمض الأبسيسيك على إنتاج الدرنات ، فى البطاطس ، ووجد أن المعاملة بحامض الأبسيسبك ، أدت إلى زيادة محصول درنات البطاطس . وربما يكون هذا التأثير ناتجاً عن تثبيط نمو الأوراق ، مما أدى إلى زيادة وزن النبات ، وتأثيره الإيجابى فى إنتاج الدرنات .

٧- فتح وغلق الثغور

يتباين توزيع الثغور على جانبى الورقة ، بإختلاف النوع النباتى ، والظروف البيئية المحيطة ، ويتحكم هذا التوزيع فى تبادل الغازات اللازمة ، أو الناتجة ، عن التخليق الضوئى ، والتنفس ، كما تتحكم الثغور فى النتح الثغرى ، وتنظيم البخر . وقد وضعت عدة نظريات ، لتفسير ميكانيكية فتح وغلق الثغور (راجع فسيولوجيا النبات " مبادئ وأسس " للمؤلف) والتى يتحكم فيها درجة الإمتلاء النسبى للخلايا الحارسة ، بالنسبة لباقى خلايا البشرة ، ويساعد فى ذلك التركيب المميز للخلايا الحارسة ، وإحتوائها على بلاستيدات خضراء ، وحبيبات نشا ، تلعب دوراً ، رئيسياً ، فى تغيير قوة الإمتصاص الأسموزية ، والضغط الأسموزى بها ، مقارناً بباقى خلايا البشرة . كما تقوم الأيونات المعدنية ، والجزيئات العضوية ، ومنتجات التخليق الضوئى ، بدور رئيسي فى هذا الشأن . ويؤثر على ذلك كله ، وجود ، أو عدم وجود ، حمض الأبسبسيك . حيث تشير الأبحاث ، إلى أن حمض الأبسيسيك له دور ، هام ، فى غلق الثغور ، فهو يثبط من إمتصاص الخلايا الحارسة للبوتاسيوم ، فيقل إمتلائها ، نظراً لتثبيط تبادل النسبة بين H^+ / K^+ ، كما يحفز من إرتشاح ، أو خروج ، حمض الماليك ، وهما عاملان هامان فى الحفاظ على غلق الثغور .

كما أوضحت تجارب الإختبار الحيوى لحمض الأبسيسيك ، أن إضافة حمض الأبسيسيك يساعد فى غلق الثغور ، وبسرعة ، حيث يقل الضغط الأسموزى للخلايا الحارسة ، نتيجة نقص معدل إمتصاص الأيونات ، والجزيئات الذائبة ، وفقد إمتلاء الخلايا الحارسة ، فتنبعج جدرها الخلوية ، المواجهة لفتحة الثغر ، فتضييق الفتحة ،

أوتغلق . وقد وجد أنه كلما زاد درجة تركيز حمض الأبسيسيك المستخدم ، مع البشرة المفصولة للبابونج ، وبشرة الأوراق المتصلة ، للزانثيوم ، وغيرها من النباتات ، كلما تناقصت فتحة الثغر فى الاتساع ، وهى علاقة خطية فى المدى بين $10^{-9} - 10^{-4}$ مول M ، كما يوضحه الشكل البيانى الآتى :



رسم بيانى يوضح تأثير حمض الأبسيسيك على إتساع فتحة الثغر فى بشرة البادرات المفصولة للبابونج

ويرجع تأثير حمض الأبسيسيك ، فى عملية غلق الثغور ، إلى كونه عاملاً ، هاماً ، فى تثبيط النشاط الإنزيمى لإنزيم تخليق النشا Starch synthetase ، وهو المسئول عن تحويل حبيبات النشا التمثيلى ، فى البلاستيدة ، إلى سكر ، فيظل الضغط الأسموزى منخفضاً . حيث يتناسب الأخير ، طردياً ، مع عدد الجزيئات ، وليس مع درجة التركيز . كما يسبب حمض الأبسيبيك تثبيط تخليق الأحماض العضوية ، أو تجميعها ، فى الفجوة . علاوة على ذلك ، فإن حمض الأبسيسيك يغيّر من نفاذية أغشية الخلايا الحارسة ، لغير صالح تجميع ، وتراكم ، الأيونات . ويترتب على ذلك كله ، إنخفاض الضغط الأسموزى للخلايا الحارسة ، وإنخفاض قوة إمتصاصها الأسموزية ، وفقدان درجة إمتلائها ، تدريجياً ، وبسرعة ، مسببة غلق الثغور . ومما يؤكد الدور الذى يلعبه حمض الأبسيسيك ، فى غلق الثغور ، إمكانية معادلة تأثيره بإستخدام Fusicocein ، وهو مستخلص فطرى ، يضاد تأثيره تأثير حمض الأبسيسيك ، وأن إستخدامهما معاً ، يحفز من إنفتاح الثغور .

هذا . . وقد يتداخل تأثير حمض الأبسيسيك مع تأثير ثانى أكسيد الكربون فى تنظيم فتح ، وغلق الثغور ، وتأثيرهما المشترك على درجة الإمتلاء النسبى للخلايا الحارسة ، والعلاقات المائية للنبات ، ويختلف التأثير بإختلاف تركيز كل منهما .

فالإجهاد المائى ، يترتب عليه زيادة فجائية لتركيز حمض الأبسيسيك ، فى الخلايا الحارسة ، وفقدها لأيون البوتاسيوم ، ونقص درجة إمتلائها النسبى للماء ، فيغلق الثغر ، للمحافظة على المحتوى المائى الداخلى ، لصالح النبات ، ضد عامل الجفاف . وفى هذه الحالة يرتفع درجة تركيز ثانى أكسيد الكربون CO_2 . ومن الملاحظ ، أن هذه التأثيرات تختفى وبسرعة ، عند إمداد النبات بالماء مرة أخرى ، حيث يسبب حالة الإمتلاء وإرتفاع تركيز أيون البوتاسيوم ، وإنخفاض تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الخلايا الحارسة ، إنفتاح الثغر ، مع سرعة تبادل ثانى أكسيد الكربون ، وتثبيه فى عملية التخليق الضوئى . ومن الجدير بالملاحظة ، أن الإستجابة للمعاملة ، بحمض الأبسيسيك حتى عند درجة تركيز ميكرومول واحد ، كانت سريعة للغاية ، فى كثير من النباتات ، فقد قدرت بحوالى ٣ – ٩ دقائق فقط ، فى نباتات البنجر *Beta vulgeris* ، والذرة الشامية *Zea mays* ، والحميض *Rumex obtusifolia* .

٦- مقاومة ظروف الإجهاد Stress Resistance Drought Conditions

من العلاقات البارزة لسلوك حمض الأبسيسيك عند تعرض النبات لأى من ظروف الإجهاد stress ، مثل الجفاف ، والغدق ، والملوحة ، أو الإصابة بالأمراض ، وغيرها ، زيادة محتوى النبات ، وخاصة الأوراق ، من حمض الأبسيسيك ، أو مشتقاته، ويتم ذلك من خلال تحولاته الغذائية ، وخلال دقائق ، فقط ، من تعرض النبات لهذه الظروف ، وهذه الزيادة – بدون شك – تزيد من مقاومة النبات لظروف لإجهاد المختلفة . فالجفاف يسبب نقص الماء فى الأوراق Leaf water deficit ، ثم يستتبعه الذبول المؤقت ، ويصاحب ، ذلك ، عادة ، خلال دقائق معدودات ، زيادة محتوى الورقة من حمض الأبسيسيك ، بما يوازى عشرة أضعاف – أو يزيد – قدر تركيز حمض الأبسيسيك ، فى أوراق نباتات المقارنة . وحمض الأبسيسيك ، يؤدى بدوره إلى سرعة غلق الثغور ، محافظاً بذلك على المتبقى من المحتوى المائى الداخلى . وعادة ، يصاحب هذا الإرتفاع ، فى حمض الأبسيسيك ، زيادة تركيز بعض الأحماض الأمينية ، وخاصة البرولين ، بكمية كبيرة . ويؤيد ذلك ، أن رش النباتات بحمض الأبسيسيك ، يسبب إرتفاعاً ملحوظاً فى تركيز البرولين .

وقد وجد أن درجة الذبول تتناسب ، طردياً ، مع درجة تركيز حمض الأبسيسيك المخلّق . ويعتقد أن حمض الأبسيسيك يتخلق فى الأوراق الذابلة ، فوراً ، تحت ظروف إجهاد الماء ، إلا أن البعض يرى تحرره من صورته المرتبطة ، تحت هذه الظروف ، كوسيلة سريعة ، لحماية النسيج النباتى ، من الجفاف ، عن طريق الثغور . ويؤيد الرأى الأخير العديد من التجارب التى أهمها :-

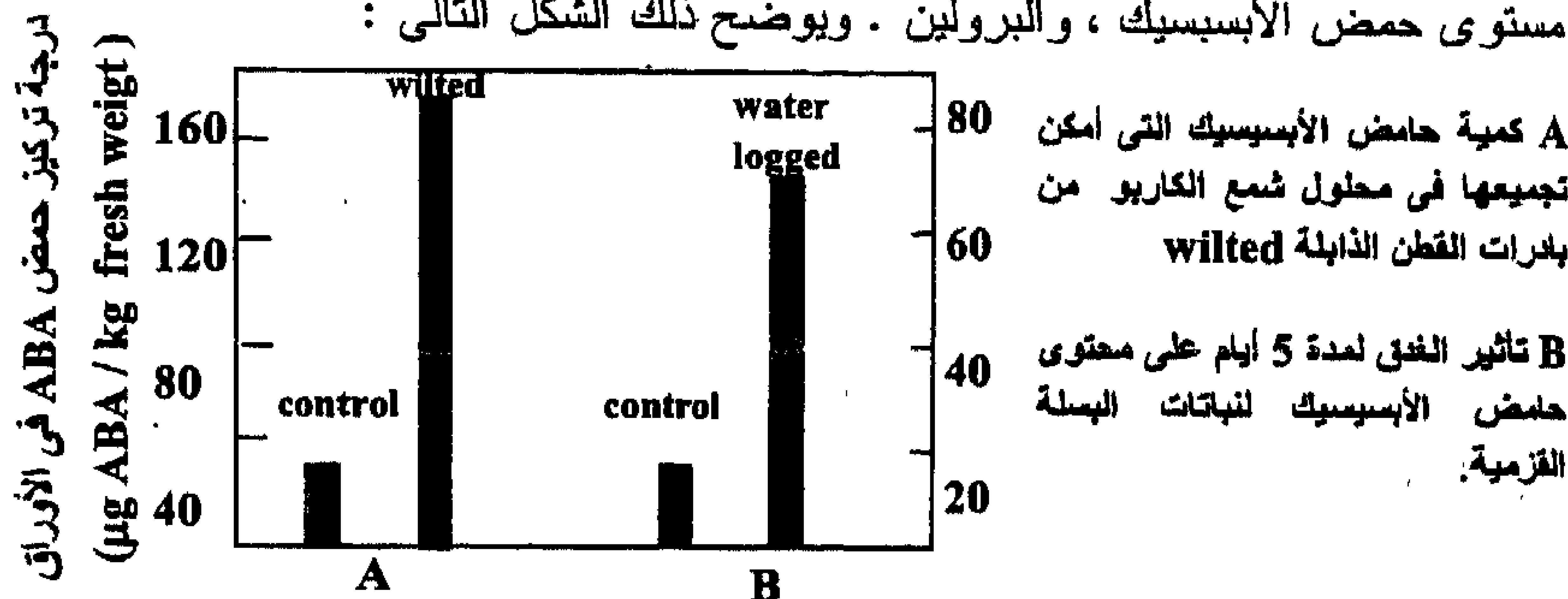
١- أن تعريض أوراق الطماطم ، والسبانخ ، وقصب السكر ، وغيرها من النباتات ، لظروف الجفاف ، عن طريق نقص الماء ، أو إستخدام المانيتول ، أو الدهيدالجليكول ، أو Carbowax ، تساعد فى إرتباط حمض الميفالونيك ، المرقم بالكربون المشع ^{14}C ، وتحويله إلى حمض الأبسيسيك .

٢- يتواجد حمض الأبسيسيك فى الأوراق المتصلة ، أو المفصولة ، الناضجة ، أو الحديثة ، تحت الظروف الطبيعية عند درجة تركيز منخفضة قدرت فى الأوراق الناضجة المتصلة فى الأفوكادا بحوالى ٢٠ ميكروجرام / كيلوجرام غض . ويتضاعف هذا المستوى لأكثر من عشرة مرات ، فى الأوراق الذابلة ، تحت ظروف الجفاف .

٣- بالرغم من انخفاض تركيز حمض الأبسيسيك فى الجذور بدرجة كبيرة ، مقارنة بالأوراق ، وبالرغم من أن معدل الزيادة بها نتيجة التعرض للجفاف يكون منخفضاً ، إلا أن تراكم حمض الأبسيسيك المحدود هذا ، يكسب الأوراق صفة المقاومة لظروف الجفاف .

٤- يرى البعض أن الزيادة فى مستوى حمض الأبسيسيك ، الناتجة عن التعرض للجفاف ، قد تكون راجعا إلى تحليل مشتقاته المؤكسدة ، والمختزلة Phaseic acid و Dihydroxy phaseic acid فى قمم السوق والأوراق الناضجة ، وتراكمها فى اللحاء . وقد يكون ذلك هو السبب المباشر فى تفسير السرعة التى يتم بها تراكم حمض الأبسيسيك ، وإنتقاله عبر نسيج اللحاء .

كما وجد أن الغدق water logging ، يعطى نتيجة مشابهة للجفاف ، حيث يحد من مستوى الأوكسين اللازم لإمتصاص الماء . مما يترتب عليه الذبول ، وإرتفاع مستوى حمض الأبسيسيك ، والبرولين . ويوضح ذلك الشكل التالى :

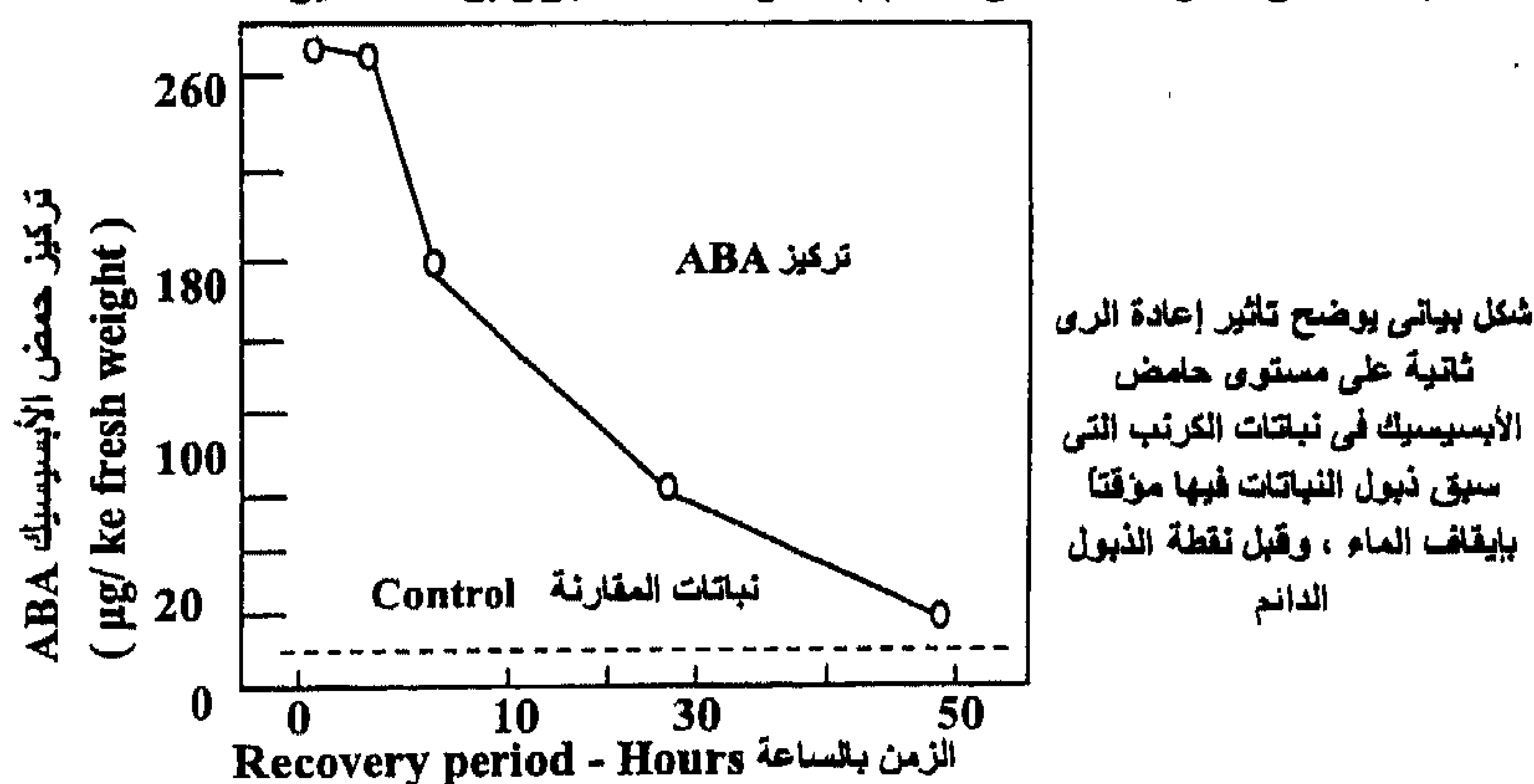


A كمية حامض الأبسيسيك التى أمكن تجميعها فى محلول شمع الكاربو من بادرات القطن الذابلة wilted

B تأثير الغدق لمدة 5 أيام على محتوى حامض الأبسيسيك لنباتات البسلة القزمية.

وتسبب ظروف الإجهاد الملحى ، والرياح الشديدة ، والإجهاد المرضى ، وغيرها من ظروف الإجهاد ، إلى تجميع ، وتراكم ، حمض الأبسيسبك ، والبرولين ، أيضا ، فى الأنسجة المعرضة لمثل هذه الظروف . كما أن التوقف المؤقت لنمو الشتلات المنقولة من المشتل ، إلى الحقل ، قد يرجع ، أيضا ، إلى تجمع ، وتراكم، حمص الأبسيسبك بها ، ويسبب تجميع ، وتراكم ، حمض الأبسبسيك ، كما قلنا ، غلق الثغور ، وبسرعة ، للمحافظة على مستوى الماء المتبقى الداخلى . وهى عملية وقائية ، ضد الظروف المغايرة ، وللتغلب على الظروف المضادة ، أو مقاومتها .

ومما يؤكد ذلك ، أن إزالة الظروف البيئية المسببة للإجهاد ، تؤدى إلى سرعة إستعادة النباتات لإمتلائها ، ويكون ذلك مصحوبا ، غالباً ، بإنخفاض تركيز حمض الابسيسبك ، وبعض الأحماض الأمينية ، و خاصة البرولين . كما يوضحه الشكل :



شكل بيانى يوضح تأثير إعادة الرى ثانية على مستوى حامض الأبسيسيك فى نباتات الكرنب التى سبق ذبول النباتات فيها مؤقتاً بإيقاف الماء ، وقبل نقطة الذبول الدائم

هذا . . وقد أصبح من المؤكد ، ان لحمض الأبسيسيك دور تنظيمى فى مقاومة ظروف الإجهاد المختلفة . وقد أستغلت هذه الظواهر ، لإنتاج سلالات نباتية ، تنتج مستويات مرتفعة من حمض الأبسيسسيك ، فعالة فى مقاومة مثل هذه الظروف .

٧- نشاط الإنزيمات Enzymes activity

وجد أن المعاملة بحامض الأبسيسيك ، تؤدى إلى تثبيط النشاط الإنزيمى للإنزيمات المحللة ، ومن أمثلة ذلك تثبيط تكوين إنزيمات تحليل النشا إلى جلوكوز ، وأهمها إنزيم amylase - ∝ ، فى حبوب الشعير ، عند الإنبات ، والإنزيمات المحللة للبروتين Proteases ، فى طبقة الأليرون ، وكذا إنزيم الإنفرتيز ، فى جذور البنجر.

كما وجد أن المعاملة بحمض الأبسيسيك ، قد ثبطت من نشاط جميع الإنزيمات التى يشجع وجودها تخليق الجبرلينات ، ومن ناحية أخرى ، كما وجد أن حمض الأبسيسيك ، يشجع من تكوين إنزيمات البكتينيز ، والبروتينز ، مما يترتب على ذلك ، من تحلل الجدر الخلوية ، لبعض الأعضاء النباتية ، ومشجعاً بذلك ، من سرعة الإنقسام الخلوى ، وتحلل مكونات الجدار ، وتساقط الأوراق ، أو الثمار .

تفسير آلية عمل حامض الأبسيسيك فى النبات : Mechanism of ABA Action

يمكن القول بأن النشاط الفسيولوجى لحمض الأبسبسيك ، كهرمون مثبط للإنبات والنمو ، ومحفز لسكون البراعم ، عند التركيز الفسيولوجى المناسب ، قد يرجع ، على الأقل ، إلى كبح ، كل من الإنقسام الخلوى ، والإستطالة ، وإلى حد ما ، إلى قدرته على التأثير التثبيطى ، و بشدة ، على تكوين بعض الإنزيمات الخاصة أو نشاطها ، وفعاليتها ، دون التأثير على غيرها . فقد وجد أن حامض الأبسيسيك ينظم عمل النواة ، فى إتجاه تثبيط تخليق الأحماض النووية DNA ، RNA . وكذلك فإنه يطيل فترة السكون ، عن طريق تثبيط تخليق أنواع معينة من الحمض النووى الريبوزى الرسول m-RNA ، ويتم ذلك إنزيميا . ومن ثم ، يحد من تكوين بروتينات خاصة .

ويؤيد هذا الاتجاه الحقائق الآتية :

١- فى البذور الساكنة ، يزداد بها تركيز حمض الأبسيسيك ، ويكون ذلك مصاحباً بإنخفاض نشاط إنزيمات ∝ amylase ، و Proteases . وهى

إنزيمات هامة فى تحليل المواد المدخرة ، إلى مواد ذاتية بسيطة ، لازمة لإستفادة ونمو الجنين . ويزداد النشاط الإنزيمى ، لهذه الإنزيمات ، عند كسر طور السكون بالبذرة ، وعند الإنبات .

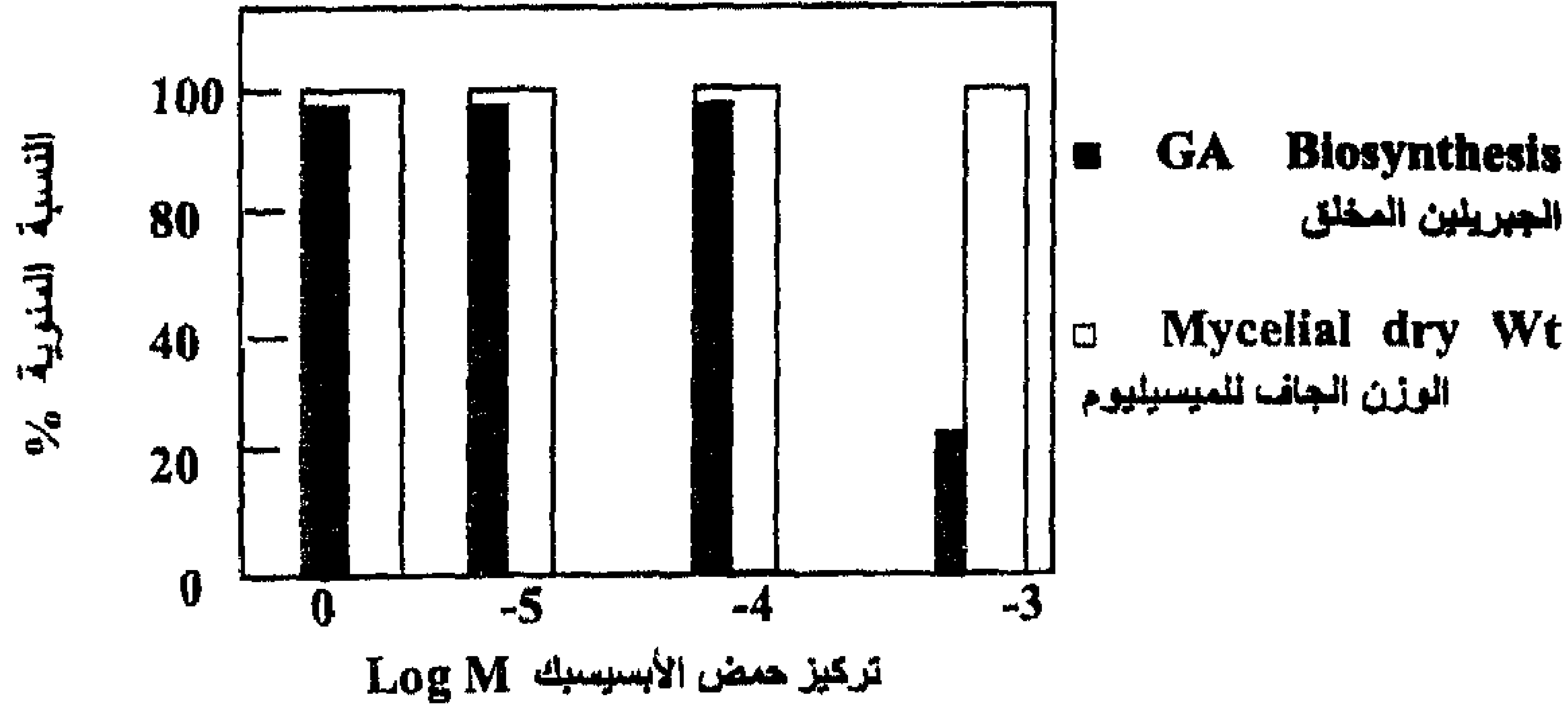
٢- وجود علاقة وثيقة ، متضادة ، بين مستوى حمض الأبسيسيك والجبريلين . فإذا إنخفض تركيز الأول ، زاد تركيز الأخير ، والعكس صحيح . وما يترتب على ذلك ، من إرتباط بين الإنزيمات المحللة فى البذور الكامنة والنشطة . فالإنزيمات السابقة (∝ amylase , poteases) تتخلق تحت تأثير الجبريلين ، بينما يمنع حمض الأبسبسيك من تكوينها . فهل تثبيط النمو أو تنشيطه ، يخضع لهذه الآلية ، كما فى البذور ؟ وما هى نوع الإنزيمات المشتركة فى ذلك ؟ وما هو الإتزان الهرمونى اللازم ، لإحداث النمو الطبيعى المتوازن ؟ وجميعها إستفسارات لا توجد لها إجابة دقيقة ، أو شافية .

ويرى المعارضون لآلية التأثير على النظم الإنزيمية ، أن آلية عمل الإنزيمات ، آلية بطيئة نسبياً ، لا يمكن أن يعولّ عليها السرعة التى تتم بها غلق الثغور ، تحت تأثير حمض الأبسيسبك ، فهى تتم فى دقيقة واحدة ، كما لا يمكن أن تكون سرعة غلق الثغور ، معتمدة على تثبيط تكوين ، وتخليق ، الأحماض النووية . فهى عملية يحفزها، أيضاً ، النشاط الإنزيمى .

ويمكن الرد على ذلك ، بأن عملية غلق الثغور ، ربما ترجع إلى تأثير حمض الأبسيسيك ، على الإتزان الهرمونى الداخلى ، وخاصة مستوى الجبريلينات . ويؤيد ذلك، كما قلنا ، وجود علاقة التضاد ، بين حمض الأبسيسيك والجبريلينات ، فى العديد من الإختبارات الحيوية ، مثل ، نمو الساق ، وتخليق إنزيم ∝ amylase فى طبقة اليرون الحبوب ، وتحفيز تكوين الأزهار المذكرة ، فى القنب الهندى *Cannabis sativa* ، وسكون البراعم ، وكمون البذرة ، فى كثير من النباتات . وهنا نتساءل ، هل علاقة التضاد فى التأثير ، بين حمض الأبسبسيك والجبريلين ، هى علاقة تنافسية؟.

إختلفت الآراء فى ذلك ، فيعتقد الكثيرون ، أن هذه العلاقة علاقة غير تنافسية ، فكلا الهرمونين غير متشابهين تركيبياً ، وأن إضافة أحدهما ، لا يثبط تخليق الآخر ، ولكنه يعكس التأثير فقط ، من خلال التأثير على الإتزان الهرمونى الداخلى . فالشكل

التخطيطى الآتى ، يوضح تأثير كل من حمض الأبسيسبك على نمو فطرة الفيوزاريوم، وأثر ذلك على مستوى الجبريلين .



رسم تخطيطى يوضح العلاقة بين تأثير حمض الأبسيسيك على الجبريلين المخلق فى الفيوزيريوم والنمو معبراً عنه بالوزن الجاف للميسيليوم كنسبة مئوية

ومنه يتبين أن هناك تضاداً فى التأثير الحيوى فقط ، ولا ينعكس ذلك على تأثير، أى منهما على تخليق الآخر . بل هو إتزان ديناميكى ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية .

ومن ناحية أخرى ، يرى آخرون ، أن علاقة التضاد بين حمض الأبسيسيك والجبريلينات ، هى علاقة تنافسية . فقد أوضحت التجارب التى أجريت على نباتات السبانخ ، والذرة ، والبتونيا ، والبطاطس وغيرها ، أن إضافة حمض الأبسيسيك أدت إلى نقص مستوى حمض الجبريليك . وربما يرجع التضاد ، فى هذه الحالة ، إلى أى من العوامل الآتية :

١- التفاعل التنافسى بين حمض الأبسيسبك والجبريلين ، على نفس مكان التأثير .
٢- تحفيز عدم فعالية أى منهما للآخر ، عن طريق الإرتباط .

٣- تثبيط تخليق أى منهما للآخر .

ويؤيد ذلك ، أن إضافة حمض الأبسيسبك ، إلى طبقات الأليرون ، فى الشعير ، والنجيليات الأخرى ، أدى إلى زيادة إرتباط حمض الجبريليك ، المرقم بإستخدام الكربون 14 ، وتحويله إلى جلوكوسيدات . وهى صورة مرتبطة ، غير فعالة ، و توحى هذه النتائج ، بإحتمالية إنعكاس تأثير حمض الأبسيسبك المثبط ، عند إستخدام

الجبريلينات المنشطة ، وهو ما أمكن تحقيقه ، من إستخدام الجبريلين ، فى كسر كمون البذرة ، وسكون البراعم ، الراجع لإرتفاع نسبة حمض الأبسبسيك بها .

وهنا نتساءل هل يتم إنعكاس تأثير حمض الأبسيسبك بالجبريلين فقط ؟ والإجابة هنا .لا ، فلا يمكن للجبريلين أن يعكس أثر حمض الأبسبسيك ، فى جميع الحالات ، وتوجد هرمونات ، أخرى ، يمكنها تحقيق هذا التضاد ، مثل الأوكسينات ، والسيتوكينينات، إضافة للجبريلينات . كما وجد أن الإيثيلين يمكنه التغلب على التأثير التثبيطى لحمض الأبسيسبك ، على نشاط إنزيم ∝ amylase ، فى طبقة البرون الشعير ، والنجيليات الأخرى ، تماما ، كما يفعل الجبريلين .

وعلى الجانب الآخر ، وجد أن إستخدام إندول حمض الخليك ، يمكنه إزالة التأثير التثبيطى لحمض الأبسيسبك ، على نمو غمد الورقة الأولى ، فى النجيليات . وفى تجارب مزارع الأنسجة ، يستخدم البنزيل أدنين ، فى البيئة المستخدمة للإكثار الدقيق ، لتنشيط النمو ، فى بعض المنفصلات النباتية explants ، الغنية فى محتواها من حمض الأبسيسيك ، وللتغلب على الأثر التثبيطى له . فقد لوحظ عدم فعالية الجبريلين، والأوكسين فى ذلك.

وإذا كان الأمر كذلك ، فما هى إذن آلية تأثير حمض الأبسيسيك ؟ يبدو أن هناك أكثر من آلية ، لعمل حمض الأبسيسيك ، فى النبات ، فهو كائن حى ، وفى حالة إتزان ديناميكى ، مع ظروف الوسط . ولكل نبات آليته الخاصة ، أو قد تتداخل بعض الآليات معاً ، حسبما تقتضيه ظروف النمو ، فى حدود التركيب الوراثى .

العلاقة بين حامض الأبسيسيك والهرمونات الأخرى :

من الواضح أن تأثيرات حامض الأبسبسيك المختلفة ، عكسية ، تماماً ، لتأثيرات الهرمونات المشجعة للنمو ، خاصة الجبريلين ، فقد أظهر حمض الأبسيسيك تعادلاً ، أو تثبيطاً ، لإستجابة النبات للجبريلين ، خاصة فى النمو ، والإنبات ، والشيخوخة ، فضلاً عن تثبيط تخليق الجبريلين للإنزيمات المحللة ، فى طبقة الأليرون . ومن هذا، ظهر أن حامض الأبسيسيك يمكنه أن يقلل ، أو يعكس ، أو يثبط ، إستجابة النبات للهرمونات المشجعة للنمو ، خاصة الجبريلين .

ومن ناحية أخرى ، فإن حامض الأبسيسبك يمكنه أن يتغلب على تأثير الأوكسين IAA ، فى تأخير التساقط . كما ثبت إمكانيته فى إيقاف بعض تأثيرات السيتوكينين ، المشجعة للنمو . ورغم ذلك ، لازالت العلاقة بين حامض الأبسيسيك والإيثيلين غير واضحة ، تماماً ، حتى الآن .

الفصل الثانى والثلاثون

مثبطات النمو و الفينولات

Growth Inhibitors and the Phenols

- ماهية الفينولات ؟
- تركيبها العام ووجودها فى النبات .
- تخليق وهدم المثبطات الفينولية .
- الدور الذى تلعبه الفينولات فى حياة النبات .
- تأثير المنشطات الفينولية الأحادية .
- تقسيم عمل المثبطات الفينولية ، وعلاقتها بالهرمونات المنشطة .

الفصل الثانى والثلاثون

مثبطات النمو والفينولات

Growth Inhibitors and the Phenols

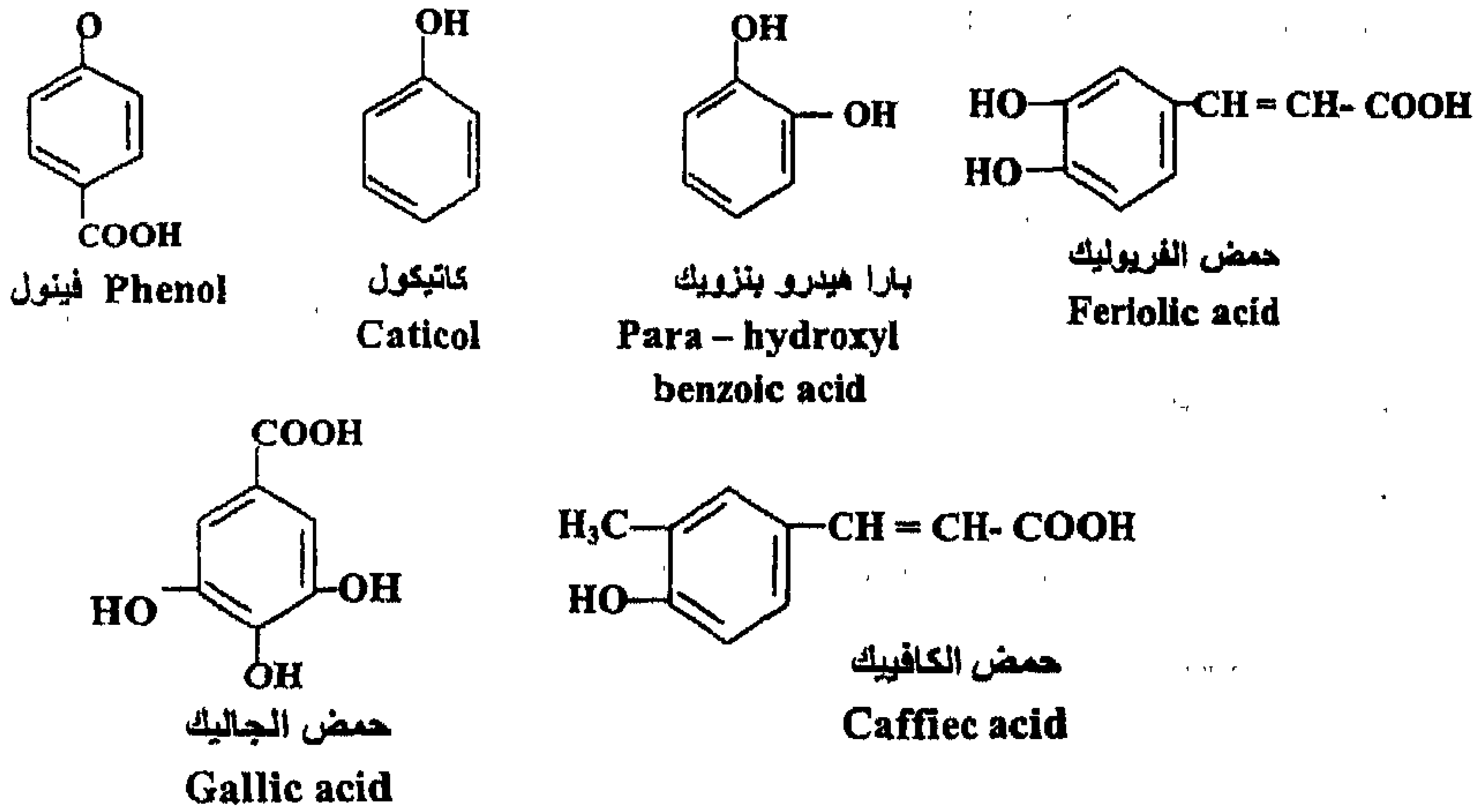
ماهية الفينولات ؟

هى مجموعة من المركبات الكيماوية العطرية aromatic ، التى تتخلق طبيعياً، فى النبات ، كنواتج ثانوية ، للتحولات الغذائية ، ذات وظائف فسيولوجية عديدة ، وأهمية خاصة للنبات ، أكثرها وضوحاً ، التأثير سلباً على إستطالة الجذور ، والسيقان، وخروج البراعم ، من طور السكون ، وتفتحها ، وكذلك تثبيط إنتاج البذور ، وهذه المجموعة من المثبطات بتركيبها الفينولى ، واسعة الإنتشار ، بدرجة كثيرة ، فى الأنسجة النباتية ، وبكميات كبيرة نسبياً . وقد يوجد أكثر من نوع فينولى ، فى النبات الواحد . فساق الذرة تحتوى على تسعة أنواع مختلفة من المواد . توجد فى مجموعات ثلاث هى : **١- مجموعة الأحماض الفينولية Phenolic acids** : ومن أمثلتها ، حمض البنزويك ، وحمض السيناميك . **٢- مجموعة مركبات اللاكتون لحمض الكيوماريك** Lactons of coumaric acids . **٣- الفلافونيدت The flavonoids**

ويتشابه تأثير الفينولات فى تثبيط النمو ، مع تأثير حمض الأبسيسيك السابق بيانه فى الفصل السابق ، إلا أن تأثير الأخير عند تركيزاته المخفضة جداً ، فى إختبار بذور الخس ، يفوق التأثير التثبيطى للفينولات المختبرة ، مثل ، الكيومارين coumarin ، بما يعادل أكثر من مائة مرة . وبذلك تفتقر لأحد شروط المركبات الهرمونية ، وهو الإفراز أو التخليق بكميات دقيقة للغاية داخل الأنسجة النباتية ، لذلك دعى معظم الباحثين إلى عدم اعتبارها ضمن المركبات الهرمونية ولكنها مركبات منظمة للنمو تثبيطاً أو تنشيطاً .

تركيبها الكيماوى ووجودها فى النبات :

تتميز الفينولات بوجود حلقة عطرية ، يتصل بها ، على الأقل ، مجموعة هيدروكسيل ، وهى مجموعتها الفعالة ، وقد تحتوى الحلقة العطرية على مجموعتين ، من مجموعات الهيدروكسيل ، أو ثلاثة . وتعرف ، على الترتيب ، بالفينولات الأحادية ، والثنائية ، والثلاثية ، أو عديدة الهيدروكسيل . ويوضح ذلك الأمثلة الآتية :



وأهم الفينولات الأحادية ، والثنائية ، المنتشرة فى الأنسجة النباتية ، أحماض السلسيليك ، والفريوليك Ferulic ، والبارا كوماريك P - Caumaric acid ، والكافيك Cafeic ومركبات Quarcetin ، والهيدروكيتون hydroquinone ، وحمض gentisic . وجميعها واسعة الانتشار ، جداً ، فى أفراد المملكة النباتية ، وبتركيزات مرتفعة مقارنة بالهرمونات النباتية . وهى تمثل أكبر المكونات تركيزاً فى النبات بعد المواد الكربوهيدراتية . ولا يظهر أثرها المثبط ، إلا فى التركيزات المرتفعة . فقد وجد حامض الباراهيدروكسى بنزويك ، وحامض الباراكيوماريك فى 119 نوعا من النباتات . كما يوجد حامض الفريوليك فى 36% من هذه النباتات . بالإضافة إلى هذه المركبات ، توجد كثير من المثبطات الفينولية الأخرى ، مثال ذلك : الكيومارين ، والسيكلوبولوثين ، وحامض الكلوروجينك .

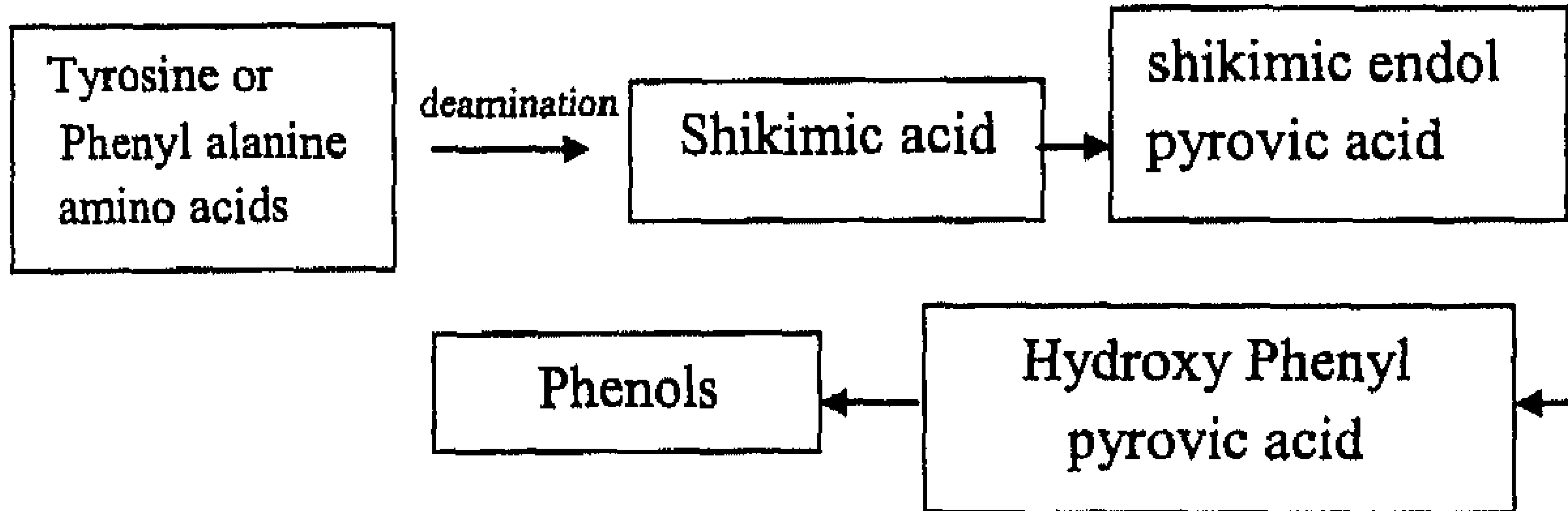
وقد تحتوى الحلقة العطرية على مجاميع عضوية أخرى ، خلاف مجموعة الهيدروكسيل ، فتتكون فينولات مركبة ، مثل : فينول حمض الكاربوكسيليك ، وفينيل بروبيتيز ، والفلافونويدات ، وإليها يرجع لون بتلات الأزهار ، فجميع الفينولات الموجودة فى البلاستيدات الملونة ، ذات طبيعة مرتبطة ، أو غير مرتبطة ، مع شقوق أخرى . كما أن بعض الأحماض الامينية ؛ مثل التيروسين Tyrosine ، وناقل الإلكترونات بلاستوكينون Plastoquinones ، فى سلسلة نقل الإلكترون ، وفيتامين K ، الموجود فى البلاستيدات الملونة ، ذات طبيعية فينولية .

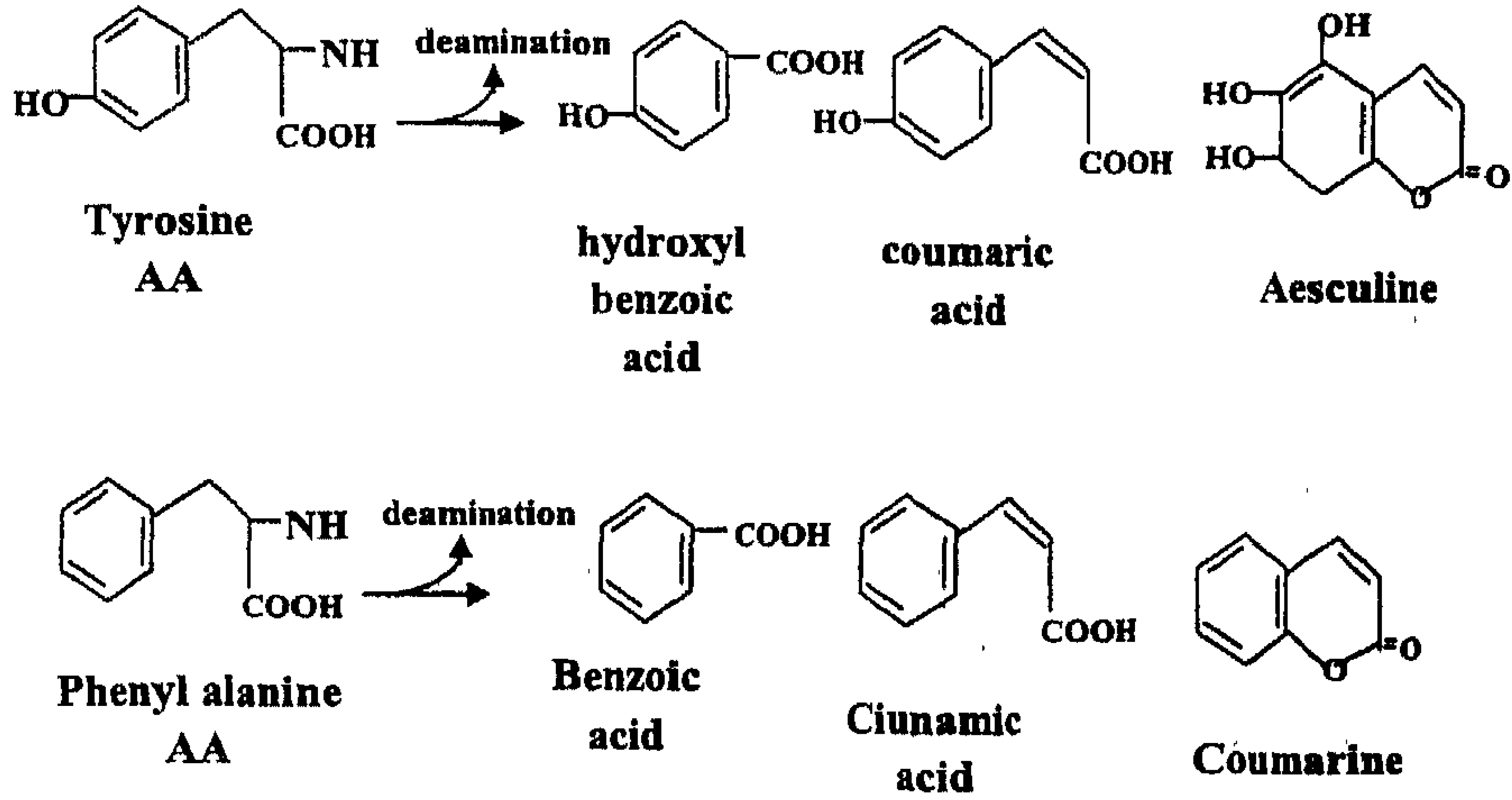
ونادراً ، ما توجد الفينولات فى صورة حرة ، ولكنها ، غالباً ، توجد فى صورة مرتبطة ، بشكل مركبات جلوكوسيدية . والشق السكرى فيها ، عادة ، هو سكر الجلوكوز ، أو الفركتوز ، أو الرايبوز أوالرامنوز ، ومن أمثلة الفينولات المرتبطة ؛ الأنثوسيانيات ، والفلافونيدات ، وكلاهما مركبات جلوكوسيدية ، عديدة الفينول .

بالإضافة إلى ذلك ، فإن التانينات ، المترسبة على قلف الأشجار ، والأنثوسيانيدات anthocyanidins ، عبارة عن جلوكوسيدات ، مركبة ، عديدة ، الفينول . واللجنين فى نسيج الخشب ، الذى يدعمه ميكانيكيا ، عبارة عن وحدات تكاثفية معقدة عديدة الفينول Polymerized phenyl propane ، وأيضاً أحماض gallic و elagic ، أيضا ، فينولات مركبة عديدة .

تخليق وهدم المثبطات الفينولية :

تتخلق المثبطات الفينولية ، بوجه عام ، من الأحماض الأمينية الحلقية ، مثل ، التيروسين Tyrosine ، والفينيل ألانين Phenyl alanine عن طريق حامض الشكيميك Shikimic acid pathway ، وتسلك فى مسارها ذلك ، الخطوات العامة التالية :





وعادة يكون بادىء تخليق الفينولات فى التحول الغذائى المركب الوسطى النشط، خلات قرين الإنزيم أ Acetyl CO ~A ، كما يمكن للأكسدة فى الوضع بيتا β oxidation ، أن تساهم فى تحويل وحدات من حمض السيناميك cinnamic acid إلى حمض البنزويك Benzoic acid ، و قد يتحول حمض السيناميك نفسه إلى بعض من مشتقاته ؛ مثل Flavinium و Chalcones بتكاثفه مع مجموعة خلات Acetate.

هذا . . وقد تلعب إنزيمات التحليل المائى دوراً فى تحرير الفينولات الحرة ، من مركباتها الجلوكوسيدية المرتبطة ، مثل ، تكوين اللاكتونات من جلوكوسيداتها . وللمزيد المفصل يراجع الجزئيات الحيوية ، وتحولاتها الغذائية ، للمؤلف .

بينما يتم هدمها ، أى الفينولات ، والتخلص منها فى النبات ، إما بالأكسدة ، من خلال نشاط الإنزيمات المؤكسدة للفينولات . أو بإرتباطها مع بعض الجزئيات الحيوية، فى الخلية ، كالبروتينات ، ومكونات السيتوبلازم ، والسكريات ، وغيرها .

الدور الذى تلعبه الفينولات فى حياة النبات

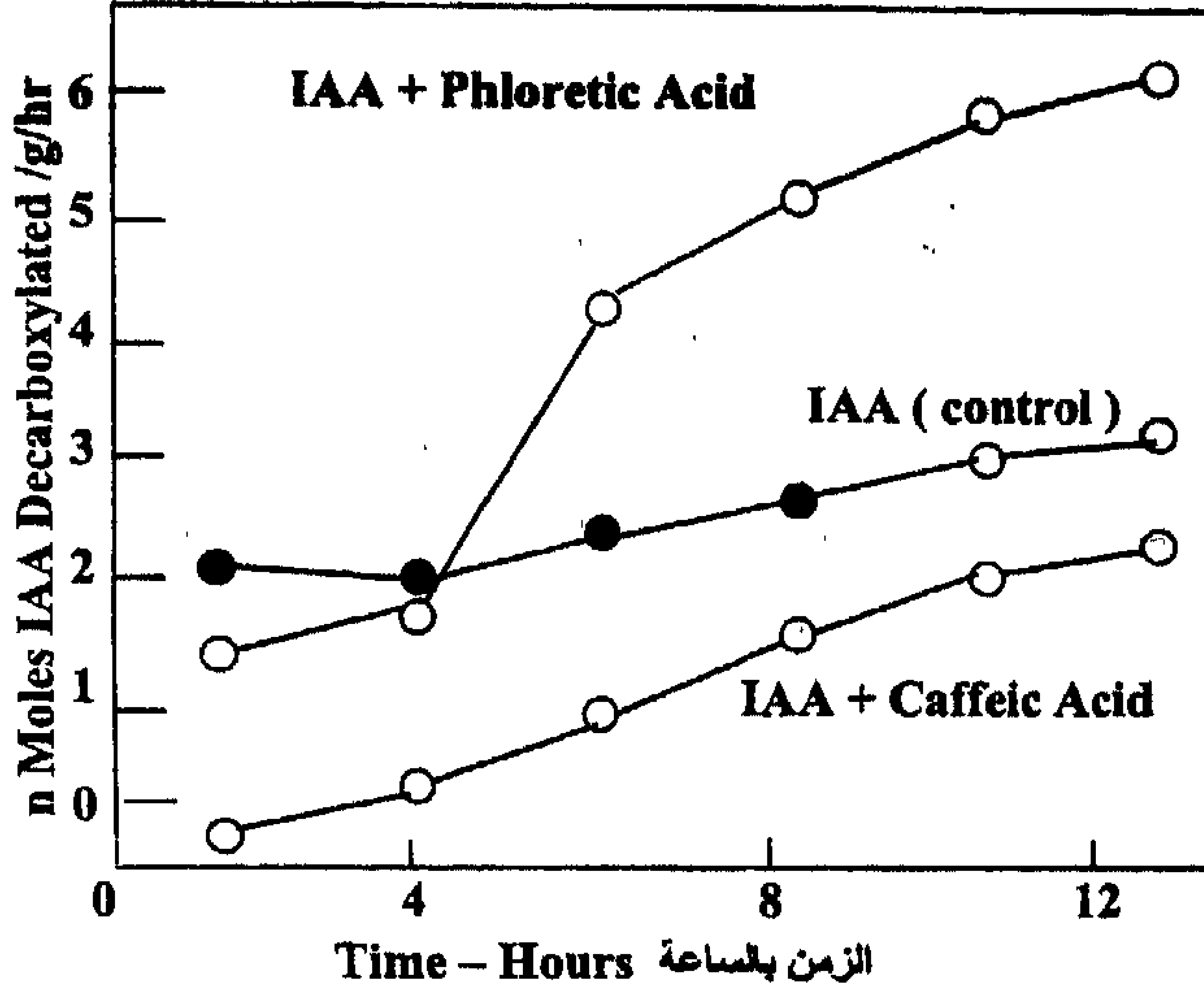
تلعب الفينولات دوراً هاماً ، ومميزاً ، فى حياة النبات ، على إعتبارها مركبات ثانوية ، حيوية ، ناتجة عن بعض التحولات الغذائية فى النبات . فاللجنين له وظيفة

ميكانيكية ، حيث يضفى على الجدار الخلوى ، الثانوى ، قوة ميكانيكية خاصة ، وخاصة الخلايا الاسكلرنكيمية ، وأوعية ، وقصيبات ، الخشب . والتانينات ، المترسبة على قلف الأشجار ، تعمل كمضادات للجبريلين . وتكسب الأنثوسيانيدات ، والفلافونيدات ، ألواناً مميزة للعصير الخلوى ، بالأزهار ، وثمار الفاكهة (أحمر ، أزرق ، بنفسجى ، أصفر) . والبلاستوكينون الموجود بالبلاستيدة الخضراء ، يشارك كأحد المركبات التى يتم عليه إنتقال الإلكترونات ، فى سلسلة ، ومسار ، نقل الإلكترون ، فى التخليق الضوئى . كما وجد أن ، بعض ، الفينولات لها دور واضح فى مقاومة الظروف البيئية الغير ملائمة ، مثل ، الجفاف ، والملوحة ، والإصابة بالأمراض (البكتيرية أوالفطرية أو غيرها) بسبب خاصيتها المميزة لتثبيط نمو جراثيم الفطرة . والفينولات الثنائية ، والعديدة الهيدروكسيل ، محفزة للنمو . أما الفينولات الأحادية ، فهى مركبات مثبطة للنمو ، وهو أبرز تأثيراتها .

تأثير المثبطات الفينولية الأحادية فى النبات :

تشترك هذه المواد ، مع حامض الأبسيسيك ، فى كونها مثبطات للنمو ، خاصة فى التركيزات المرتفعة . وتأثيرها إما مباشر ، مثل ، الكيومارين ، وإما غير مباشر مثل ، حامض الفريوليك ، وحامض الباراهيدروكسى بنزويك ، عن طريق تنشيط الإنزيمات ، التى تعمل على هدم الأوكسين ، فى النبات ، مثل : IAA oxidase . فقد أثبتت التجارب ، التى أجريت على السويقه تحت الفلقية ، لعباد الشمس ، mesocotyle وغمد ورقة الشوفان ، وغيرها من النجيليات ،أن أكسدة إندول حمض الخليك، يمكن تحفيزها ، بإضافة الفينولات الأحادية . كما ثبت أن مستخلص الأناناس ، يحتوى على تأثير مشابه ، أيضا ، للفينولات الأحادية ، ويبدو وأنه من المستخلصات التى تحتوى على حمض الفيريوليك ، أحادى الفينول . وقد ثبت أن الفينولات الأحادية تعمل كقرين إنزيمى ، أو كعامل مساعد ، لإنزيم أكسيديز إندول حمض الخليك . وهو المسبب لنشاط هذا الانزيم . أما إزالة مجموعة الكربوكسيل ، من إندول حمض الخليك، فهى تعيق من نشاطه ، مع تثبيط النمو . ويبدو أن أكسدة إندول حمض الخليك، ناتجة عن وجود 2,4 di chlorophenol ، كشوائب ، فى الأوكسين .

ويوضح الرسم التخطيطى الآتى ، تأثير إضافة حمض الفلورتيك (فينول أحادى) وحمض الكافيك (فينول ثنائى) على نزع مجموعة الكربوكسيل ، فى أندول حمض الخليك ، المرقم بالكربون المشع ^{14}C ، فى قطاعات غمد الشعير.



شكل بيانى يوضح تأثير إضافة حامض الفلورتك (فينول أحادى الهيدروكسيل) وحامض الكافيين (فينول ثنائى الهيدروكسيل) على نزع الكربوكسيل إندول الخليك المرقم ^{14}C فى قطاعات غمد الشعير

ومن الرسم التخطيطى ، يتبين أن الفينولات الأحادية ، لها تأثير مثبط لنشاط إنزيم إندول حمض الخليك أوكسيدز ، بدرجة أكبر ، بكثير ، من الفينولات الثنائية ، أو العديدة . ولذلك سوف يبقى محتفظاً بنشاطه ، وما يترتب عليه من تحفيز للنمو . وهذا التناقض ، يثير تساؤلاً هاماً ، ألا وهو ، هل تأثيرات التثبيط أو التنشيط التى تسببها الفينولات ، تتم من خلال التحولات الغذائية للأوكسين فقط ؟ أم أن هناك عوامل أخرى ؟ . فقد أشارت الأبحاث ، أن تأثير التثبيط ، الذى تسببه الفينولات الأحادية ، على النمو ، لا يمكن إنعكاسه بإضافة الأوكسين . كما أن كمية الفينول المطلوبة ، لتحفيز النمو ، كمية كبيرة نسبياً . ومن المحتمل ، أن تلعب الفينولات دوراً فى عملية الفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation ، أو قد يكون تأثيرها ، من خلال تغيير اتجاه سير التفاعلات الحيوية فى التحول الغذائى ، وليس تأثير هرمونى . ويؤكد ذلك ما اتفق عليه الباحثين من أن الضوء ضرورى فى تنشيط إنزيمات تخليق المثبطات الفينولية ، وتراكمها ، واختلافهم حول دورها التثبيطى ، أو التنشيطى فقد أشارت بعض الأبحاث إلى أن الفينولات يمكن اعتبارها مرافقات إنزيمية لإنزيم IAA

oxidase ، بينما يرى آخرون أنها مثبطات للإنزيم ، مثل ، الفينولات الأحادية ، كالكيوماريئات وهى مشتقات حمض الكيوماريك coumaric acid ، والثنائية ، كالكافيك caffeic acid ومشتقاته ، أى تلعب دور منشطات للنمو ، أو مثبطات له فى ظروف خاصة .

تقسيم عمل المثبطات الفينولية وعلاقتها بالهرمونات المنشطة للنمو :

يرجع التأثير المثبط للفينولات على عمليات النمو ، إلى تداخل فعلها ، مع فعل الهرمونات الطبيعية المنشطة للنمو ، من ناحية إعاقة عمل الهرمونات المشجعة للنمو ، أو تثبيط تخليقها فى النبات . ومن المرجح أن هذا التثبيط ، لتخليق الهرمونات المشجعة للنمو ، يتم على مراحل ، أو مستويات ، مختلفة ، كالآتى :

أ- مستوى البناء الحيوى ، لمادة لازمة لتخليق المادة الأولية للهرمون المنشط . أى تؤثر على نشاط ، أو تخليق ، أحد الإنزيمات الداخلة فى سلسلة التفاعلات المؤدية إلى تكوين الهرمون .

ب- مستوى فعل ، وتأثير ، الناتج النهائى ، على المادة الأولية ، المستخدمة لتخليق الهرمون . وفى هذه الحالة ، بتراكم الناتج النهائى ، مما يعيق إستمرار التفاعل ، وزيادة كميتها ، دون تكوينها . فيظل تخليق الهرمون عند مستوى منخفض .

جـ- مستوى التداخل ، بين الهرمونات المنشطة والمثبطة ، والتأثير على التوازن بينهما .

ومن ناحية أخرى ، وجد أن المثبطات الفينوليـــــة ، تخفض من نشاط التخليق الحيوى للإندولات (التى يتكون منها الاوكسين) وكذلك من تخليق المركبات الوسيطة للأوكسين من الحمض الأمينى التريبتوفان . وقد لوحظ ذلك فى البسلة ، والكرنب . كما وجد أن المركبات الفينولية ، ليس لها نشاط مضاد لهرمون معين ، بطريقة متخصصة . أى أنها ، لا تسبب التثبيط ، بطريقة متخصصة ، لأى من العمليات الفسيولوجية التى يسببها الأوكسين ، أو الجبريلين ، أو حتى السيتوكينين . فهى تؤدى عملها على مستوى عمليات التمثيل المختلفة ، وخاصة تخليق الأحماض النووية ، والبروتينات . وينتج عن تثبيط أى من هذه العمليات ، خفض النمو ، وتثبيطه . وقد يكون ذلك من خلال الإتزان بينها وبين كل من ، أو أى من ، الأوكسين ، أو الجبريلين ، أو السيتوكينين .

ويبدو من الواضح ، أن فعل المواد الفينولية ، داخل النبات ، ليس إلا تنظيم العمليات الفسيولوجية ، فى داخله . حيث يحتاج النبات ، بالإضافة إلى دفع ، وتشجيع، النمو فى مرحلة من مراحل حياته ، لعضو من أعضائه (حيث تعمل الهرمونات المشجعة للنمو على إحداث هذا التأثير ، سواء من ناحية الإستطالة ، أو الإنقسام ، فى زيادة الوزن الجاف للنبات ، أو لأحد أعضائه) ، يحتاج إلى تثبيط النمو ، فى مرحلة أخرى ، أو لعضو آخر ، من أعضائه ، فعلى سبيل المثال ، يصاحب دخول النبات فى مرحلة الإزهار والإثمار ، تثبيط نمو الأجزاء الخضرية ، وتنشيط نمو الثمرة . كما أن عملية وصول الثمرة إلى مرحلة قمة النضج ، يكون مصحوباً بزيادة مثبطات النمو فيها ، على حساب الهرمونات المشجعة للنمو .

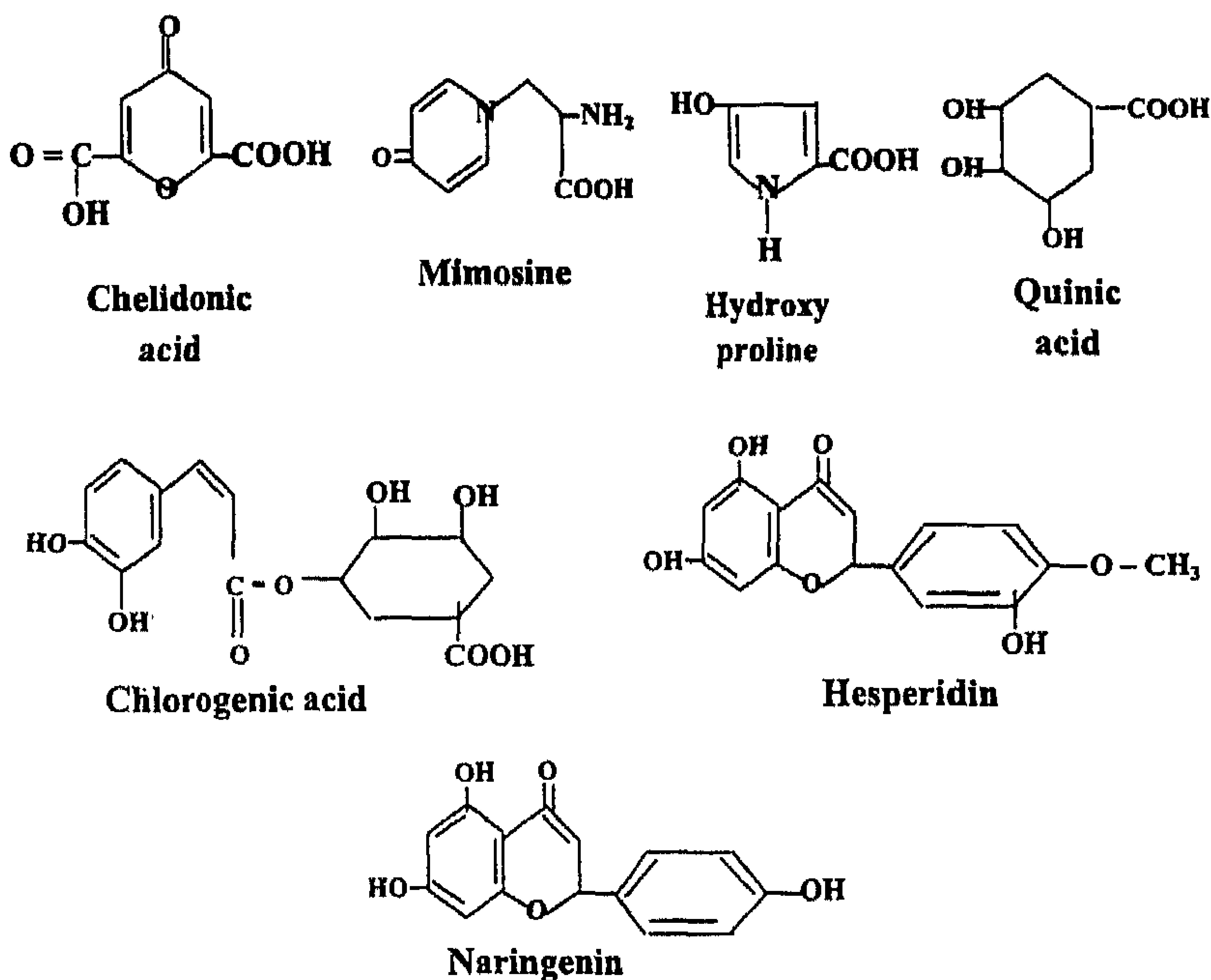
وكذلك فى الأشجار ، متساقطة الأوراق ، فهى تدخل فى طور السكون ، حماية لها من الإنخفاض الشديد فى درجة الحرارة ، فى بيئتها الأصلية ، نتيجة لتساقط الثلوج فى بيئتها الطبيعية . ويساعد فى ذلك ، تخليق مواد التساقط ، مسببة إدخال النبات إلى طور الراحة ، حتى تجتاز النباتات هذه المرحلة بدون ضرر ، وهذا ما يفسر إرتفاع تركيز المثبطات، وخاصة حمض الأبسيسيك ، فى مرحلة السكون ، كما لوحظ ، فى نفس الوقت ، إنخفاض تركيز المواد المنشطة للنمو ، كالجبريلين ، والأوكسين ، والتى يرتفع
تركيزه ، مرة أخرى ، فى نهاية السكون ، ومع بداية الربيع التالى .

وهكذا تعمل جميع الهرمونات الطبيعية ، المنشطة ، والمثبطة للنمو ، معاً ، فى تناسق تام ، وتتداخل تأثيراتها ، مع بعضها البعض ، بنظام دقيق ، بل و يؤثر كل منها على تخليق الآخر ، بحسب إحتياجات النبات ، وظروفه البيئية ، فى حدود التركيب الوراثى لكل نبات .

المثبطات الأخرى فى النبات ، وعلاقتها بالفينولات

تلعب العديد من المركبات الثانوية المخلقة ، بالنبات secondary products ، دوراً هاماً فى تنظيم التحولات الغذائية بالنبات ، وعادة تنتمى هذه المركبات إلى مجموعة المثبطات النباتية plant inhibitors . ومن أمثلتها حمض الكلوروجينيك chlorogenic acid ، وحمض الكوينك quinic acid ، وهى مركبات قريبة الشبيه

من الأحماض الفينولية Phenolic acid ، وتلعب دور المركبات الوسيطة بين مركبات الكينون quinines ، واللاكتون Lactones . ويتبعها مركبات duglone ، كما ينتمى إليها – أى المركبات الثانوية – مجموعة مركبات السيانوجينيك Cyanogenic ، مثل ، زيت الخردل mustard oil، ومشتقات الماندیلونيتريل Mandelontrile . أما الزيوت الطيارة Volatil oils ، والقلويدات Alkaloids ، والتانينات Tannins ، والراتنجات Resins ، واللبن النباتى Latix ، وغيرها ، من المركبات الثانوية ، فينتمى إليها العديد من المركبات التى يعتبرها البعض مثبطات نمو ، بل أن البعض يرى أن بعض البروتينات والببتيدات العديدة ، والأحماض الأمينية ، وهى من المركبات الأولية الأساسية فى تحولات النبات الغذائية ، مثل ، البرولين Proline ، والهيدروكسى برولين hydroxyl proline ، والميموزين Mimosine ، فقد تلعب هى أيضاً دوراً هاماً كمثبطات نمو (Salisbary and Ross , 1977). وجميع المركبات السابقة ذات علاقة بالمركبات الفينولية من حيث التركيب ، والتخليق ، والتحول الغذائى، والوظيفة الفسيولوجية ، كما يوضح ذلك التراكيب البنائية لبعض منها:



مضادات الأوكسين Antiauxins

- مركبات لا تتوفر فيها شروط الحلقة .
- مركبات بها السلسلة الجانبية الغير ملائمة .

الفصل الثالث والثلاثون

مضادات الأوكسين Antiauxins

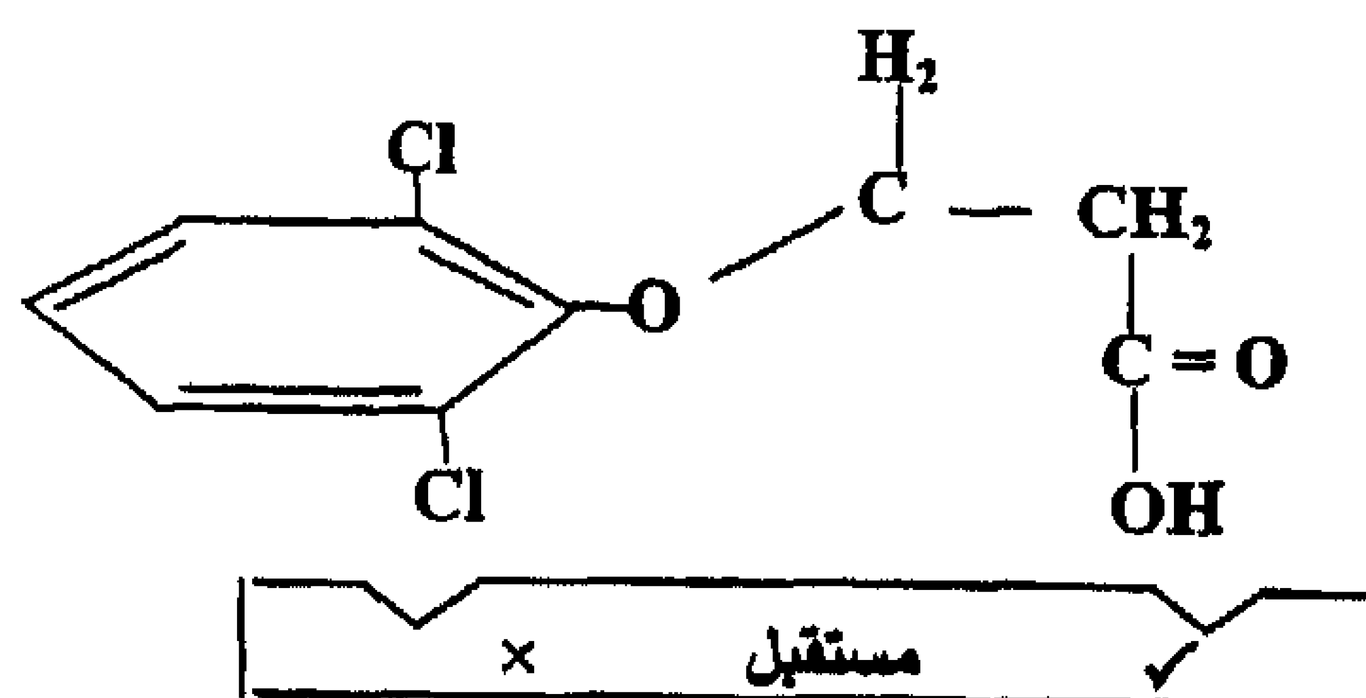
سبق أن ذكرنا ، أن هناك مواد كثيرة ، يمكن إعتبارها مضادة للأوكسين الطبيعى ، بمعنى أنها مضادة لفعل الأوكسين . يوجد بعضها طبيعياً ، فى النبات ، والبعض الآخر مواد مصنعة ، وتتميز هذه المواد بظاهرة مشتركة ، هى أن تركيبها الجزيئى يشابه ، إلى حد كبير ، التركيب الجزيئى للأوكسينات ، إلا أنها تفقد أحد الشروط الواجب توافرها فى التركيب الجزيئى للأوكسين ، اللازم لإظهار نشاطه السابق ذكرها . ونتيجة لهذا ، فإنها تكون منافسة للأوكسين فى تأثيره ، دون أن يكون لها نفس نشاطه . وهو ما يقلل من فاعلية الأوكسين ، بل ويضاد تأثيره .

وطبقاً لأقرب النظريات قبولاً ، فإن الأوكسين لكى يحدث تأثيره ، لابد وأن يرتبط بالمركب المستقبل فى الخلية ، عند نقطتى اتصال . *الأولى* : فى الحلقة (النواة) ، *الثانية* : فى مجموعة الكربوكسيل الحامضية . ولا يحدث تأثير الأوكسين ، إذا أختل هذا النظام . أما إذا نجح المركب فى الارتباط ، بنقطتى الاتصال على المركب البروتينى المستقبل ، يصبح هذا المركب ذو نشاط أوكسينى .

ومن أمثلة المركبات المضادة لعمل الأوكسين ما يلى :

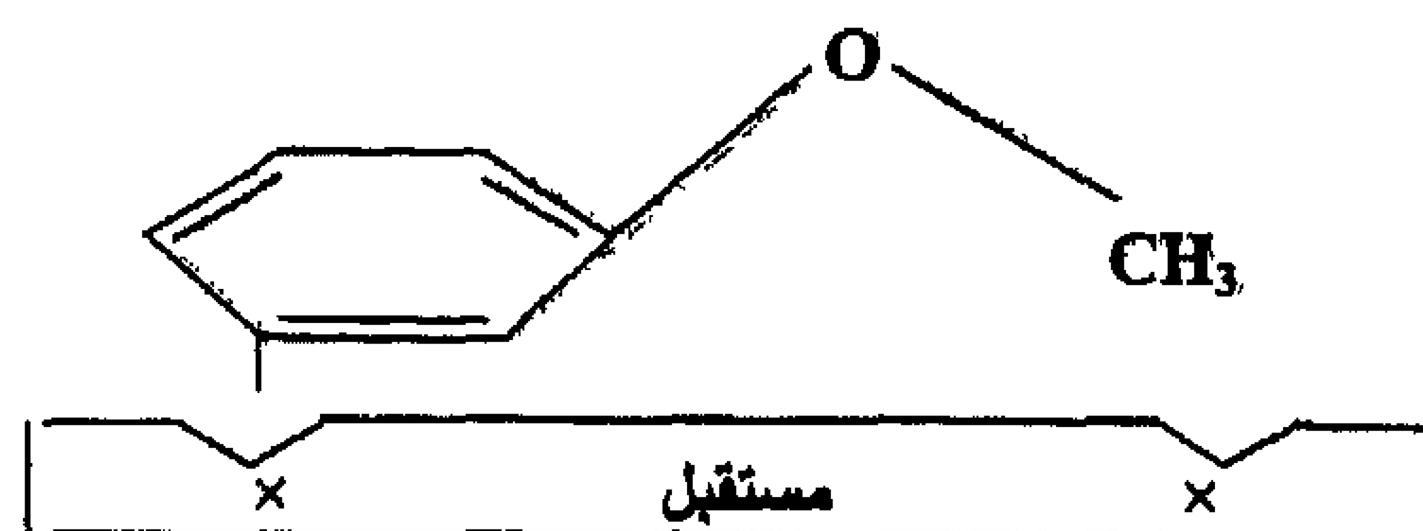
(١) مركبات لا تتوافر فيها شروط الحلقة : ومن أمثلتها ،

مركب ٢-٦ داى كلوروفينوكسى خلات ، وهو مركب يتشابه فى تركيبه الجزيئى مع 2.4 D ، مع إختلاف وضع ذرة الكربون ، فى الموضع ٦ بدلاً من ٤ . وبذلك لا تتوفر فيه شروط الحلقة (النواة) ، حسب :

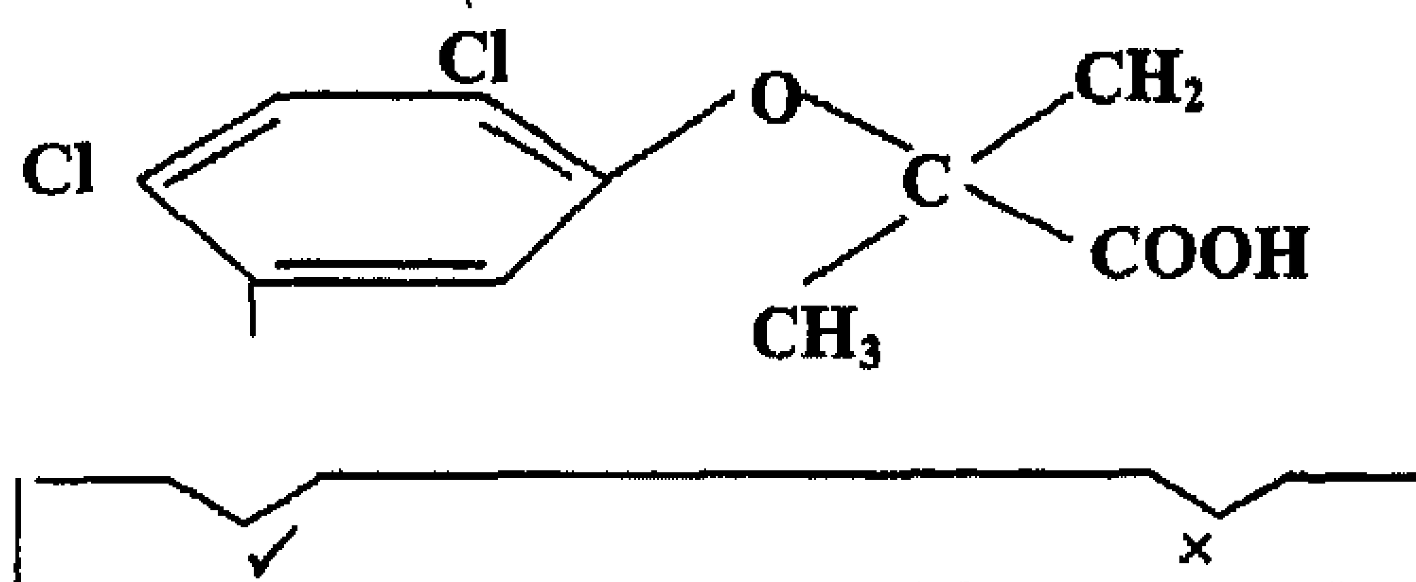


(٢) مركبات بها السلسلة الجانبية غير ملائمة ، ومنها :

أ - مركب **2.4 Dichloro anisolic** : هذا المركب يشابه فى تركيبه الأوكسينات ، التابعة لمجموعة الفينوكسى ، إلا أنه يختلف عنها بدخول مجموعة ميثيل CH_3- على السلسلة الجانبية ، أى فى أن ذرة الأوكسجين ترتبط بمجموعة ميثايل ، مما يعيق إرتباط السلسلة الجانبية بنقطة الإتصال الخاصة بمجموعة الكربوكسيل ، حسب :



ب- مركب **2.4 Dichorophenoxy buteric acid** . وفيه تم إضافة مجاميع غير ملائمة على السلسلة الجانبية ، حسب :



جـ - مركب **Trans cinnamic acid** ، وفيه التركيب الفراغى بين الحلقة والسلسلة غير ملائم .

لذلك يتصل المركب بالمستقبل فى موضع الإتصال على الحلقة فقط .

الفصل الرابع و الثلاثون

معوقات النمو Growth Retardants

- إكتشاف معوقات النمو .
- التأثيرات الفسيولوجية لمعوقات النمو .
- آلية وميكانيكية التأثير .

الفصل الرابع والثلاثون

معوقات النمو Growth Retardants

الإكتشاف Discovery :

تم إكتشاف هذه المجموعة ، من مواد النمو النباتية ، عام 1949 بمعرفة Mitchell *et al* ومعاونوه ، عند إختبار تأثير بعض المواد الكيماوية ، المصنّعة من الدخان Nicotiniums ، على نباتات البسلة فقط . ولاحظوا أن هذه المواد ، المصنعة ، تعيق نمو الساق ، عند إستخدامها بتركيزات ضئيلة ، دونما ظهور أى تأثير شاذ ، على الصفات الظاهرية ، الأخرى ، لأعضاء النبات . وبإختبارها بمعرفة Mitchel and Wirwille عام 1950 م ، على عدة نباتات أخرى ، وجد أن تأثير الإعاقة ، وتثبيط نمو الساق ، أمر شائع ، لمدى واسع ، من الأنواع النباتية . دون إظهار أية شذوذ فى الشكل المورفولوجى ، للنباتات الواقعة تحت الدراسة . وقد وجد أن هذه المواد الكيماوية ، عند تركيزاتها المنخفضة ، تشترك ، جميعاً ، فى تأثير فسيولوجى ، واضح ، وشائع ، وهو إعاقة ، وخفض ، نمو الساق ، نتيجة تثبيط إنقسام خلايا المرستيم التحت قمى ، فى الساق . أما الأوراق ، والأزهار ، والثمار المعاملة ، فتبدو عادية ، دون تأثير يذكر ، أو تبدو كذلك . وقد أتفق على تسمية هذه المركبات ، بمعوقات النمو ، تميزاً لها عن مبيدات الحشائش ؛ مثل المورفاكتين ، وماليك هيدرازيد ، وغيرهما ، من المركبات التى تسبب شذوذاً ، وتُحدث تغيّرا واضحاً ، فى شكل ، وتركيب الأوراق ، والأزهار ، والثمار ، إضافة ، لتثبيط نمو الساق .

الصفات العامة والتركيب الكيماوى

لا توجد صفات ، أو مميزات ، تركيبية خاصة ، تحدد العلاقة بين التركيب ، والوظيفة ، بين معوقات نمو النبات . فهى مركبات صناعية ، مكتشفة ، لا توجد بينها وبين بعضها ، أى علاقات عامة ، سوى أنها ذات تأثير فسيولوجى واحد ، هو إعاقة

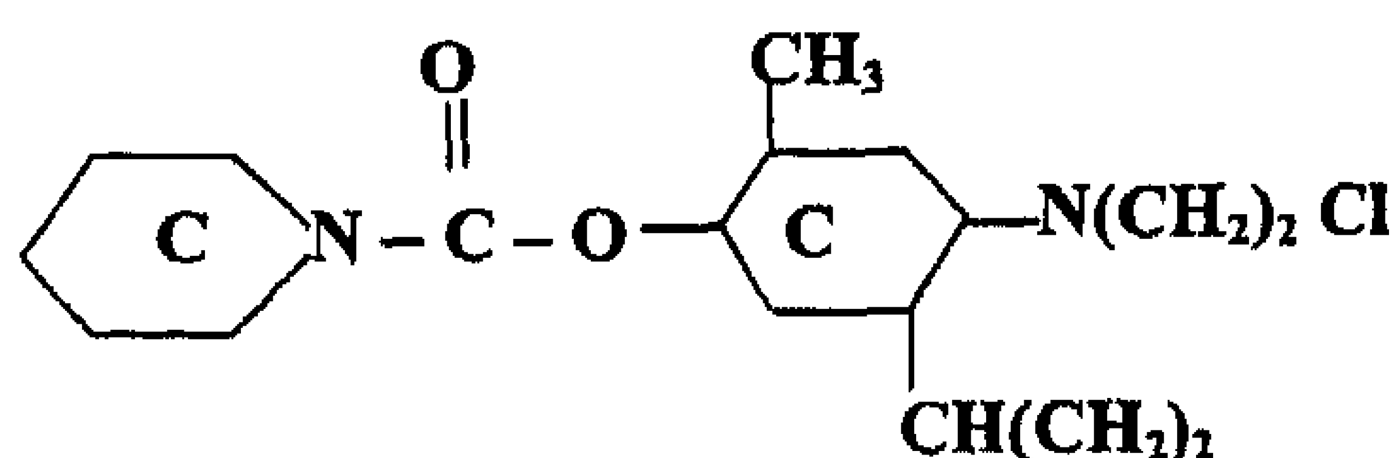
نمو الساق . وجميع هذا المركبات المعيقة للنمو ، توجد – تجارياً – في صورة سائلة ، أو صلبة ، سهلة الذوبان في الماء ، يمكن معاملة النبات بها ، إما رشاً ، على مجموعة الخضري ، أو إضافة للتربة ، لمعالجة الجذور . وهي ، أيضاً ، مركبات فعالة ، عند التركيزات المنخفضة ، سهلة الإمتصاص ، والإنتقال ، فهي تتحرك بسهولة ، داخل النبات ، بُحرية كاملة ، خلال أنسجة اللحاء ، والخشب ، على حد سواء ، وفي أى إتجاه ، ويتباين أثرها المتبقى ، بإختلاف مجاميعها الكيماوية التابعة لها ، وبإختلاف نوع التربة ، والنوع النباتي ، فقد يبقى آثارها في التربة ، أو النبات ، بضعة أيام ، وقد يستمر سنوات . كما قد تتراكم في البذور ، و تنتقل آثارها من جيل نباتي لآخر .

أقسامها :

يمكن تقسيم المركبات الكيماوية ، التي تعمل كمعوقات نمو نباتية ، إلى رتب المجاميع الرئيسية الآتية :

١- Nicotiniums : وهي أول المجموعات المختبرة ، بمعرفة Mitchell , 1949. وأكثرها فعالية هو مركب (dichlorobenzyl nicotium chloride 2,4 DNC) .

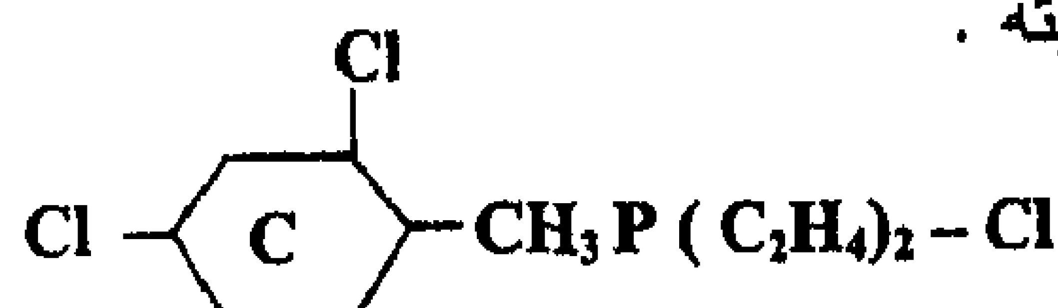
٢- Quaternary ammonium carbonates : وأكثرها إستخداما هو مركب Amo 1618 ، وهو مؤثر ، في مدى واسع ، من النباتات . ويراعى أن هذه المركبات غير سامة ، وهي مكونة من الكرباميت ، و حلقة تربينية ، ونتيروجين رباعي ، وملح Halide ، وأن أي تغير ، في هذه المكونات ، يفقد المركب فعالية . أما المشتق الملحي للمركب ، وهو Amo 1919 (Iodide salt) ، فيسبب إصفرار حواف الأوراق ، إذا أستخدم بتركيزات مرتفعة .



Amo 1618

٣- Phosphoniums : وأكثرها تأثيراً فوسفون D ، وفوسفون S .

ويرجع تأثيرها إلى وجود الفوسفور ، وأى تغيير فى ترتيب الذرات داخل الجزئ ، يفقد المركب فعاليته .

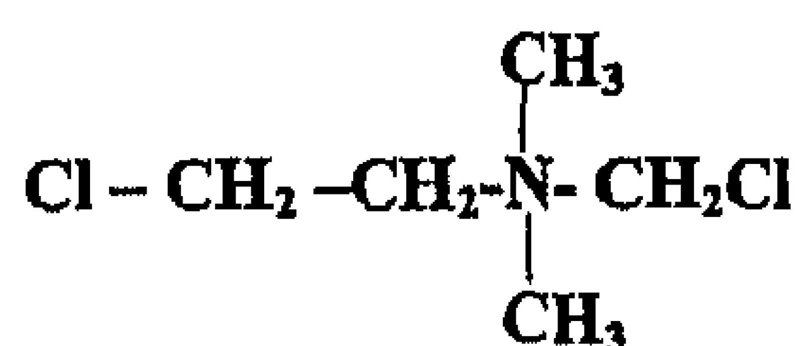


Phosphon D 2,4, dichlorobenzyl tributyl phosphonium chloride

٤- الهيدروزينات Hydrazines :

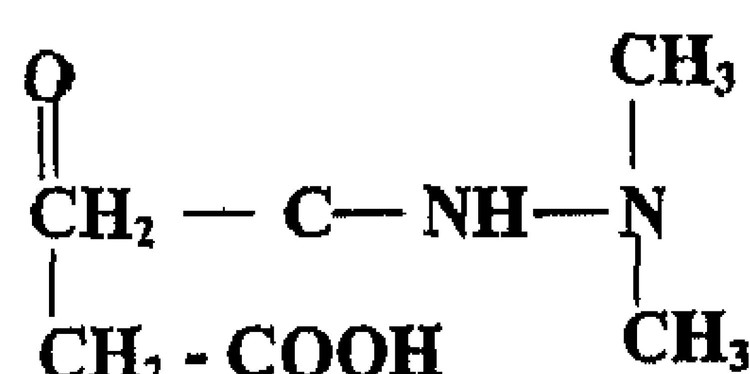
وهو يتبع مجموعة (Quaternary ammonium carborates) وهو مؤثر على مدى واسع من الأنواع النباتية .

٥- Substituted cholines : وهى مركبات إستبدالية للكولين ، تم إختبارها بمعرفة Tolbert عام 1960 ، وأكثر أعضاء هذه المجموعة تأثيراً هو السيكوسيل (Cycocel (Chlormequat ; CCC ، وله تأثير على مدى واسع من النباتات ، يفوق جميع المركبات الأخرى . وهو تركيب فعال لمركبات النيكوتين ، وله ذرتي كلور على الموضعين ٢ ، ٤ . أما المركبات الشبيهة الأخرى ، التى لها ذرات كلور على الموضعين ٣ ، ٤ ؛ فهى أقل فعالية . ويفقد المركب نشاطه إذا تغيرت مجموعة الميثايل CH_3 – أو إستبدلت بشق الكيلى آخر .



(Cycocel (CCC))

٦- مركبات إستبدالية لأحماض maleamic و Succinamic : وأكثرها إنتشاراً وإستعمالاً B9 أو الألار Alar .



B995 = Bnine = Alar

٧- مركبات الترايزول Triazole : وأهم مشتقات الترايزولات مركب البكلوبترازول PBZ . والتريامدفون والترياديميفول : وهى مشتقات ذائبة فى الماء ، بمعدل منخفض ، وتعامل بها النباتات ، إما إضافة للتربة ؛ أو برش النباتات . وتستخدم فى تنظيم ، وتثبيط ، النمو الخضرى ، ومنع ؛ أو تقليل ، الرقاد ، فى محاصيل الحبوب ، مثل ، القمح . كما يستخدم فى حماية النبات ، أو أقلمته ، أو دفعه ، لتحمل الظروف البيئية الغير مناسبة ، وخاصة ظروف الإجهاد المختلفة ، مثل ، الملوحة ، الجفاف ، إرتفاع ، وإنخفاض ، درجة الحرارة ، وعوامل التلوث وغيرها ، وذلك من خلال تثبيطها ، أو تداخلها ، فى تخليق الجبريلين .

وجميع مركبات المجاميع السابقة ، مركبات صناعية ، كما قلنا . لم يكتشف وجود أى منها طبيعياً ، فى أنسجة النبات ، كما لم يمكن إستخلاص أى من مشابهاتها، إلا أنها تشترك فى كون تركيزاتها الضئيلة ، ذوات تأثير فسيولوجى واضح ، على إعاقة نمو الساق ، دونما تأثير على الشكل الظاهرى أو التركيبى ، لأعضاء النبات الأخرى . رغم عدم وجود أى علاقات تركيبية بين مجموعاتها السبعة . وهى تستخدم كثيراً فى التكاثر الخضرى ، وفى مزارع الأنسجة ، لتثبيط ، أو إعاقة ، النمو الخضرى ، وهى مركبات عالية التخصص . فالأصناف من النوع النباتى الواحد ، تختلف إستجابتها ، للمركب الواحد ، دون نظام ثابت ، أو معروف . ولا يعرف ذلك إلا بالوسائل التجريبية . وعلى سبيل المثال ، يعيق السيكوسيل ، والأمو 1618 ، إستطالة سوق الشجيرات وبعض محاصيل الخضر ، مثل ، الكوسة ، والخيار ، بينما لا يتأثر بمعيقات نمو أخرى ، فى حين يعيق الفوسفون من نمو البيتونيا ، بينما لا يؤثر السيكوسيل عليها ، وهكذا فالتخصص هنا ، تجريبى فقط .

التأثيرات الفسيولوجية لمعوقات النمو

Physiological effects of growth retardants

لا تغيّر معوقات النمو من شكل ، وتركيب ، أعضاء النبات ، كما ذكرنا ، ولكنها ذات أثر فسيولوجى هام ، فى معظم النباتات ، إلا وهو إعاقة نمو الساق ، وهو الأثر المباشر لها . ويترتب على إعاقة نمو الساق ، أثاراً أخرى ، ليست هى الأثار المباشرة لهذه المركبات ، مثل الشيخوخة ، وإسراع التزهر ، ومقاومة ظروف

الإجهاد، وجميعها آثار غير مباشرة ، لفعل معوقات النمو . وبالرغم من أن الأثر الفسيولوجى العام ، لهذه المركبات ، هو إعاقة النمو ، إلا أنه لوحظ تسجيلاً لبعض الحالات ، النادرة ، التى أظهرت فيها معوقات النمو تحفيزاً لنمو النبات . وقد عزى هذا الأثر المنشط ، إلى إحتمالية هدمها ، داخل الأنسجة النباتية ، وإمكانية إستخدام مكوناتها ، من النيتروجين ، والفوسفور ، والعناصر الأخرى ، الداخلة فى تركيب جزيئاتها .

وأهم التأثيرات الفسيولوجية لمعوقات النمو ما يلى :

١- إعاقة نمو الساق :

وهو الأثر المباشر لإستخدام معوقات النمو ، على النبات ، حيث تعجز السلاميات عن الإستطالة ، ويزداد سمكها ، غالباً ، وتتقارب السلاميات ،وتصبح السوق قصيرة ، فتظهر النبات وكأن سوقه مختزلة ، وقصيرة ، قوية ، وتتقارب الأوراق ، وتتكاثف ، وتأخذ الشكل القرصى ، أو المتورد ، دون تغير ظاهرى فى شكل وتركيب ، الأوراق ، أو بإحداث نموات شاذة . ويبدو أن مركز تأثير مثل هذه المركبات هو المرستيم التحت قمى فقط ، وليس المرستيم القمى ، حيث لا يتأثر شكل ، وتركيب ، الأوراق ، أو الأزهار ، أو حتى عددها . كما يبدو أن آلية عمل مثل هذه المعوقات ، فى ذلك ، هو التأثير على إنقسام ، وإستطالة ، خلايا المرستيم تحت القمى ، فهى المنطقة المرستيمية ، التى تشارك فى نمو خلايا السلاميات .

ونظراً لما يصاحب إختزال طول الساق ، من زيادة سمكها ، فقد أستعملت هذه الظاهرة فى معالجة ظاهرة الرقاد فى النجيليات ، وهى أهم إستعمالات معوقات النمو التجارية .

وقد أوضحت دراسات عديدة ، على الأقحوان *Chrysanthemum morifolium* بإستخدام Amo 1618 ، وعلى نباتات أخرى ، بإستخدام السيكوسيل ، والفوسفون ، والـــــ B9 ، عدم تأثر المرستيم القمى ، وخاصة معدل إنقسام خلاياه ، بينما كان تأثير المعيق ، واضحاً ، بصفة أساسية ، على إنقسام ، وإستطالة ، خلايا المرستيم التحت قمى ، ويقف عند حدوده . كما لوحظ أن نباتات ذات الفلقتين ، كانت أكثر إستجابة للمعاملة ، منها فى نباتت ذات الفلقة الواحدة .

٢- التزهير Flowering :

تسبب إعاقة النمو الخضرى ، نتيجة المعاملة بمعوقات النمو ، دفع النبات إلى الإزهار ، حتى ينهى دورة حياته مبكراً ، وهى وسيلة طبيعية ، لحفظ النوع ، إذا تعرض النبات لظروف غير طبيعية لنموه . أى أن التبكير فى الأزهار ، وسيلة ، وليست سبباً ، للمعاملة . لأنه التأثير الثانوى ، يعد النمو الخضرى . وقد شوهدت هذه الظاهرة ، فى العديد من النباتات العشبية ، والخشبية .

كما وجد أن معاملة نباتات الأصص ، العشبية ، وهى فى مراحل نموها الخضرية ، المبكرة ، بأى من معوقات النمو ، دفعت هذه النباتات إلى التبكير فى الأزهار ، بعد ثلاث أسابيع ، من المعاملة ، وكانت النتائج متشابهة ، على تكوين البراعم الزهرية ، حال إستخدام مثل هذه المعوقات ، على الأشجار الخشبية ؛ مثل ، الكمثرى ، واللوز ، وغيرهما . إلا أنها تختلف ، بإختلاف المعوق المستخدم ، والنوع النباتى . فقد يكون أحد المعوقات أكثر تأثيراً على تكوين البراعم الزهرية عن الآخر ، لنبات ما ، وأقلها فى النبات الآخر .

ورغم أن التبكير في الأزهار ، هو ظاهرة واضحة ، فى غالبية النباتات ، إلا أن بعض الحالات النادرة ، أظهرت أن إضافة معوقات النمو ؛ مثل السيكوسيل ، Amo 1618 ، ثبطت ، أو منعت ، الإزهار تماما ، كما فى البرايوفيللم ، ونباتات النهار الطويل القصيرة مثل Samolus . وهذا التأثير الثانوى ، يعتبر تأثيراً غير مباشر ، ويتم من خلال تأثير وجود معوقات النمو ، على تثبيط تخليق ، أو تركيز ، الجبريلينات ، اللازمة لإزهار مثل هذه النباتات ، وللتحول من الحالة الخضرية إلى الحالة الزهرية . ويؤيد ذلك، إمكانية تزهير مثل هذه النباتات ، عند معاملتها بالجبريلين .

ومن ناحية أخرى ، وجد أن معوقات النمو ، تؤثر على النسبة الجنسية للأزهار ، لصالح الأزهار الأنثوية ، على حساب الأزهار المذكرة ، فقد سجلت العديد من نتائج البحوث ، فى هذا المجال ، إنخفاض عدد الأزهار المذكرة ، وتأخير ظهورها، نتيجة المعاملة بمعوقات النمو ، وزيادة عدد الأزهار المؤنثة ، مع التبكير فى

الظهور . وهو سلوك عكسى تماماً ، لما تسببه الجبريلينات . فتأثير المعوقات ، والجبريلينات ، متضاد على الإزهار ، والنسبة الجنسية ، والشيخوخة . فهل يمكن إعتبار معوقات النمو ، مضادات للجبريلينات ؟

٣- تأخير الشيخوخة والتساقط :

وجد أن معوقات النمو تؤخر من شيخوخة الأوراق المقطوعة ، أو الأزهار المقطوفة ، أوالمتصلة ، وتمنع تساقطها من النبات الأم ، مع إحتفاظ الأوراق بلونها الأخضر الزيتونى الطبيعى ، المميز لها . وربما يرجع ذلك ، إلى تأثيرها على رفع مستوى الجبريليين ، وزيادة نشاطه فى الأوراق . وقد أستغل ذلك ، إقتصادياً ، لحفظ الأزهار المقطوفة طازجة لمدة أطول ، وتحمل ظروف النقل ، والتخزين ، لفترة أطول.

٤- مقاومة ظروف الإجهاد Alleviation of stress condition :

دللت العديد من التجارب ، على أن استخدام معوقات النمو ؛ مثل السيكوسيل ، و B9 ، والـــ Amo 1618 ، بسبب مقاومة النبات المعامل لظروف الإجهاد؛ وخاصة الجفاف ، والملوحة ، والإجهاد الحرارى ، وغيرها . وقد عزى ذلك إلى عدة عوامل أهمها :

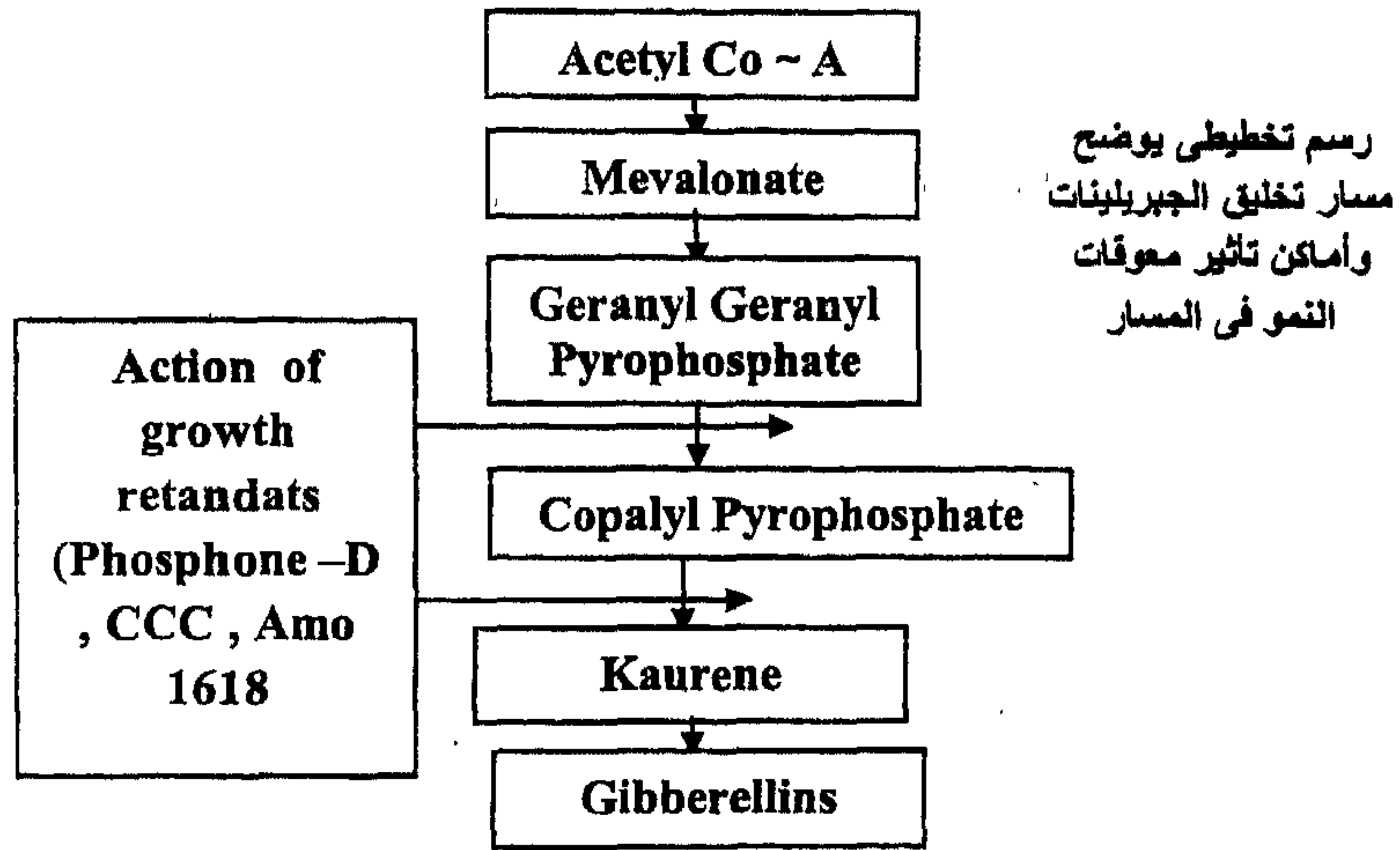
أ- إن معوقات النمو لا تؤثر على تغيّر الشكل المورفولوجى ، أوالتركيبى ، لأعضاء المجموع الخضرى . وهو ما يساعد على عدم تأثير معدل النتح ، أو المنتجات الحيوية المتكونة ، وهى عوامل هامة ، فى مقاومة ظروف الإجهاد المختلفة .

ب- أن إضافة المعوقات للنبات تثبط من نمو الساق ، ولكنها لا تسبب أى زيادة فى الوزن الجاف ، مع انخفاض نسبة المجموع الخضرى ؛ إلى المجموع الجذرى ؛ أى أن الإحتياجات المائية لمثل هذه النباتات ، لكل وحدة وزن جاف ، تكون أقل منها فى النباتات الغير معاملة . وهو عامل هام ، أيضا لمقاومة الظروف الغير طبيعية .

آلية وميكانيكية التأثير Mechanism of action

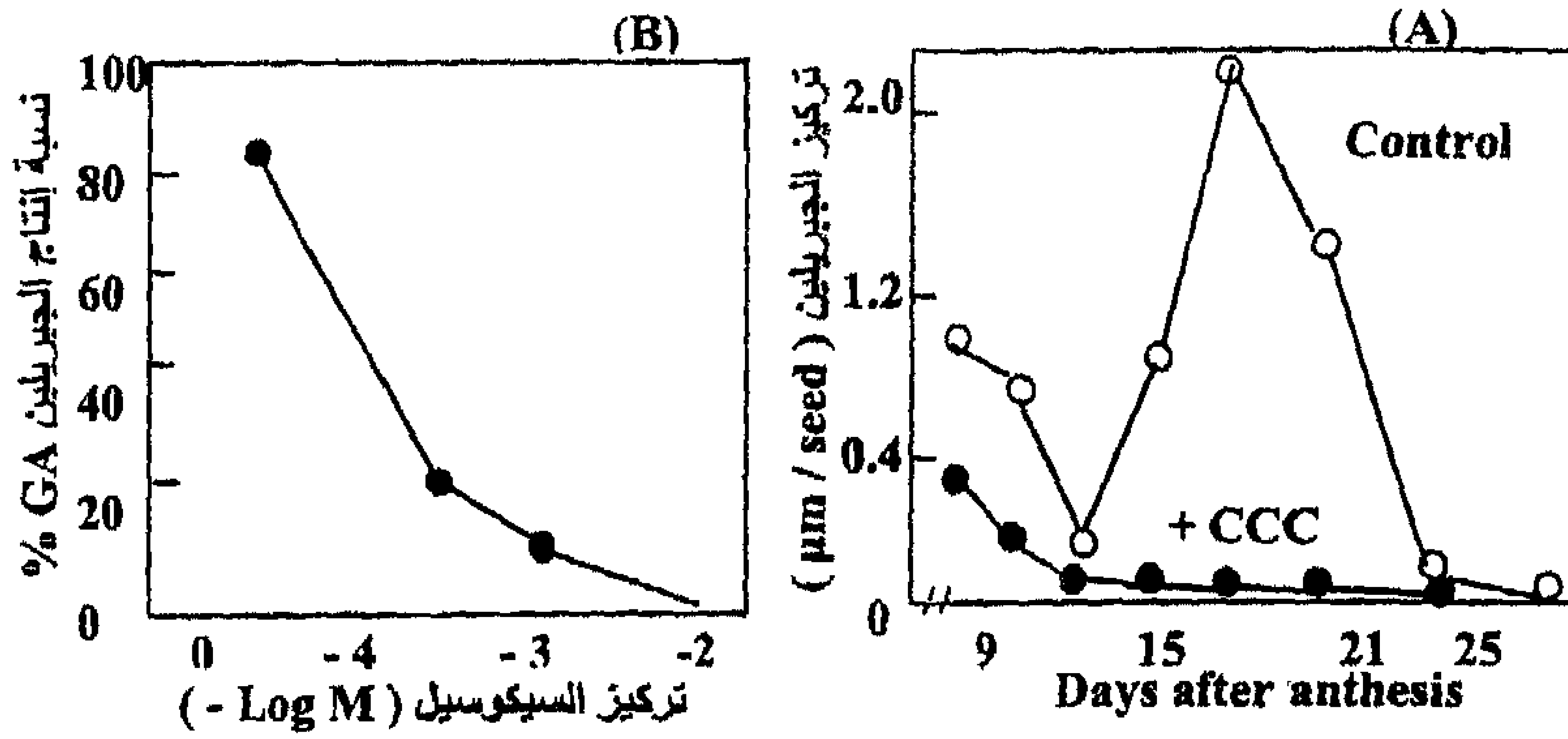
بالرغم من أن معوقات النمو تؤثر على محتوى الأوكسين ، والجبريليين ، وعلى عمليات فسيولوجية متعددة ، داخل النبات ، إلا أنه يبدو أن تأثير معوقات النمو ، تتم من خلال تأثيراتها على مستوى الجبريلين الداخلى ، فى النبات ، لتأثير كل منهما على النمو . وهو ما دعى إلى التساؤل هل هما متضادان ، أم متنافسان ؟

ويمكن الإجابة على هذا التساؤل ، من خلال مناقشة نتائج تجارب عديدة ، أجريت على أثر معوقات النمو على النشاط الإنزيمى ، الخاص بإنزيمات مسار دورة تخليق الجبريلين ، ومركباته الوسطية الآتية :



رسم تخطيطى يوضح مسار تخليق الجبريلينات وأماكن تأثير معوقات النمو فى المسار

ففى تجارب مزارع الأنسجة النباتية ، التى أستخدم فيها قرون البسلة المفصولة، وبادرات القربيتس ، الغير ناضجة ، والسبانخ ، وغيرها من النباتات الراقية ، إضافة إلى مستحضرات خلايا حرة من فطرة الفيواريوم ؛ وجد أن المعاملة بمعوقات النمو ، أدت إلى خفض تركيز ، وتراكم ، الجبريلين ، فى الوسط ، وكان ذلك مصحوباً ، غالباً ، وليس دائماً ، بتثبيط النمو ، حسب الشكل التالى :



شكل بيانى يوضح تأثير السيكوسيل CCC على محتوى الجبريلين لبذور الفربتيس غير الناضجة (A) و لفطرة الفيوزاريوم (B)

كما لوحظ أن المعاملة ببعض معوقات النمو ؛ مثل Amo 1618 ، CCC ، Phosphone D and S ، تثبط ، أوتوقف ، نشاط إنزيم Kaurene synthetase ، وهو إنزيم هام ، يحفز تحولات geranyl-geranyl P~ P إلى Copalyl P~P ، ثم إلى Kaurene ، فى مسار الدورة ، وهو ما يستتبعه – أيضاً – توقف مسار تخليق الجبريلينات ، وينخفض ، بالتالى ، تركيزه ، أو ينعدم تكوينه . كما يتراكم المركب الوسيط Geranyl – Geranyl pyrophosphat ، فى الوسط . أى يمكن أن يقال ، أن مركز تأثير معوقات النمو ، فى مسار تخليق الجبريلين ، هو إنزيم تخليق الـــ Kaurene . والذى يترتب عليه ، خفض التركيز المؤثر للجبريلين ، فى النبات .

ولكن هل هذه الزيادة يقينّية ، مع جميع معوقات النمو ، وجميع النباتات ؟ والإجابة هنا بالطبع لا . فلا توجد نظرية يقينيّة ، تماماً ، عند التعامل مع الكائنات الحية . والدليل على ذلك ، أن إضافة معوقات النمو للطماطم ، وإضافتها إلى قطرة الفينوزاريوم . أدت إلى ظهور نتائج متعارضة ، وإختلفت بإختلاف نوع معوق النمو المستخدم ، وتركيزه ، والنوع النباتى . فى حين أدى المعاملة بفوسفون D ، إلى خفض محتوى الجبريلين ، ولم يصاحب ذلك نقص فى النمو . ولم يكن للمعوق B9 تأثير ، يذكر على تثبيط تخليق الجبريلين ، لا فى مزرعة الفطرة ، ولا فى مستحضرات الخلية الحية ، ولكنه ثبطّ من النمو .

كما إختلفت النتائج ، بإختلاف النوع النباتى ، فقد وجد أن مركبات الهيدروزوليم ، المشابهة للسيكوسيل ، فى التأثير ، على إعاقة النمو ، وتثبيط تخليق الجبريلين فى القمح ، لم يكن لها نفس التأثير ، على مزارع فطرة الفيوزاريوم .

أما من ناحية التركيز ، فقد وجد أن التركيز المنخفض للسيكوسيل ، حتى املیجرام / لتر ، أدى إلى زيادة نمو الساق ، فى البسلة ، صنف الأسكا Alaska، بحوالى 30 % ، ومحتوى الجبريلين بها إلى 18.3 ميكروجرام / 10 نباتات ، بدلاً من 12ملجم . فى حين يثبط التركيز المرتفع منه ، عند 1000 ملجرام / لتر ، نمو الساق ، بما قيمته 40 % ، ولم يؤثر على مستوى الجبريلين الداخلى ، حيث ظل مستواه عند 12 ملجم / ١٠ نباتات .

وهنا نتساءل ، مرة أخرى ، هل يمكن ، من نتائج التجارب ، السابقة ، إعتبار أن إعاقة النمو قد نشأت كنتيجة طبيعية لانخفاض تركيز ، أو معدل ، تخليق الجبريلين ؟ . فى الواقع ، لا يمكن أن نقول أن إعاقة النمو ناتجة عن خفض تركيز الجبريلين فقط . فقد وجد أن السيكوسيل يعمل على تثبيط نمو خلايا غمد ورقة الشوفان وغيره من النجيليات ، كما يمنع ، أو يكبح ، من تخليق الأوكسينات . ويبدو أن ذلك يرجع إلى زيادة نشاط إنزيم IAA o xidase . ويؤيد ذلك ، إمكانية إنعكاس هذا الأثر ، بإضافة إندول حمض الخليك . إلا أنها ليست بالظاهرة العامة ، وأن الإنعكاسية مرتبطة ببعض الحالات فقط .

ويستنتج من هذه النتائج ، أن تأثير معوقات النمو ، ليس مقصورا على تثبيط تخلق الجبريلين فقط ، أى أن آلية التأثير هنا مختلفة ، ولا يلعب الجبريلين فيها الدور الرئيسى ، فى التأثير على النمو ، أو قد يكون تأثيرها غير مباشر . ويؤيد هذا الإستنتاج عدم تأثير المعاملة بالسيكوسيل ، و الـــ Amo 1618 ، على مستوى الجبريلين المخلق ، فى فطرة الفيوزاريوم ، وفشل تخليقه ، تماما ، فى خلايا البرون الشعير ، والنجيليات . وقد يرجع ذلك ، لقدرة خلايا الفطرة ، وخلايا الأليرون ، فى تكسير ، وهدم ، جزيئات معيق النمو ، المستخدم ، وتغيّر مسار تحولاته الغذائية ، أو إيقاف ، ومنع ، نشاطه الفسيولوجي ، أو إستبعادها عن مركز التأثير ، فى سلسلة تفاعلات مسار تخليق الجبريلين .

ونعود ونقول ، إذا كانت معوقات النمو توصف بمضادات الجبريلين ، فيجب أن يتنافسا على نفس مركز التأثير فى الخلايا . ومن الطبيعى ألا يتأتى التنافس إلا إذا كان التركيب الكيماوى ، أو البنائى ، لهما متشابهان ، وهو مخالف للواقع . إما إذا كان التأثير بين معوقات النمو ، والجبريلين ، تنافسيا ، فمعنى ذلك ، وجوب إنعكاس تأثير أحدهما بزيادة الآخر ، عند معاملة نفس النبات بهما ، على التوالى ، وهو تأثير متباين ، قد يتحقق ، وقد لا يتحقق ، أحياناً . فتأثير المعوقات يمكن إنعكاسه ، بإضافة الجبريلين ، والعكس غير صحيح ، فلا يمكن إنعكاس أثر الجبريلين ، بإضافة المعوقات . كما أمكن إنعكاس أثر معوقات النمو ، بالأوكسينات (IAA ، NAA) فى القمح ، والشوفان ، وغيرهما من النجيليات .

وهذان الإحتمالات ، يمكن أن يحدثا فى الكائنات الحية ، حسبما تقتضى ظروفها . إلا أن البعض يرى ، أن إحتمالية عمل معوقات النمو ، كمضادات للجبريلينات ، أمر لا مجال للبحث فيه ، رغم تضاد التأثير . أما الإحتمال الآخر ، فهو أن المعوقات، ربما تخفض التركيز المؤثر للجبريلين فى النبات ؛ إما بتثبيط تخليقه ، أو بتحفيز هدمه ، وتكسره . وهو ما تؤيده الأدلة التجريبية .

وتبقى آلية تأثير معوقات النمو غير معروفة ، على وجه الدقة ، وتظل حائرة بين تأثيرها على مستوى الجبريلينات ، أو الأوكسينات ، و بين تأثيرها على العمليات الفسيولوجية المختلفة .

الفصل الخامس و الثلاثون

المورفاكتينات Morphactins

- إكتشاف المورفاكتينات .
- التركيب الكيماوي وعلاقته بدرجة النشاط .
- الحركة والإنتقال .
- الدور الذى تلعبه المورفاكتينات فى حياة النبات .

التأثير على الشكل الظاهرى ، وتركيب النبات – التأثيرات الفسيولوجية .

- آلية وميكانيكية التأثير .

الفصل الخامس والثلاثون

المورفاكتينات Morphactins

الإكتشاف :

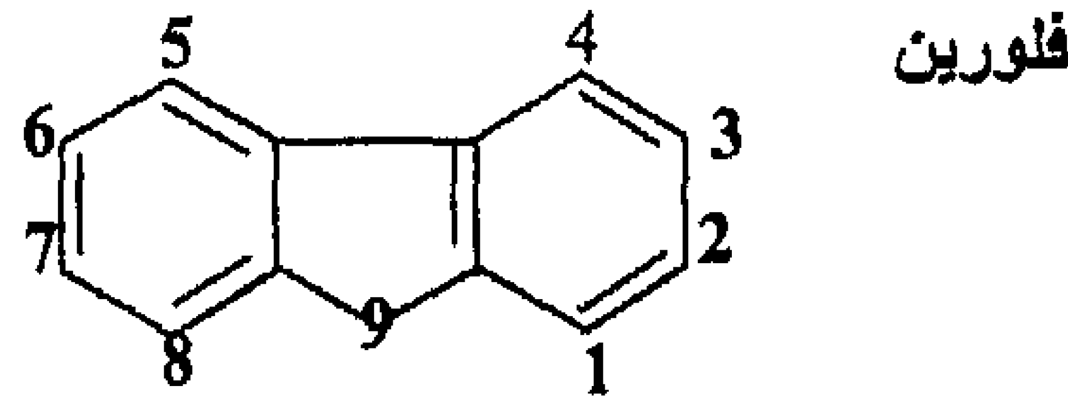
تم إكتشاف هذه المجموعة ، من منظمات النمو النباتية ، فى عام 1954 بمعرفة *Jones et al* وآخرون . حيث تمكنوا من إستخلاص بعض مركباتها ، ومعرفة تركيبها الكيماوى . وفى عام 1964 م ، تمكن Schneider من تخليقها ، وبعض مشتقاتها ، فى المعمل وإستعمالها على مدى واسع ، ومعرفة آثارها الفسيولوجية .

وأفراد هذه المجموعة نشطة فسيولوجيا ، تسبب تركيزاتها المنخفضة ، الدقيقة ، تثبيط نمو الساق ، مثل ، المعوقات ، ولكنها تسبب ، بالإضافة إلى ذلك ، وعلى عكس ، ما تسببه المعوقات ، تغيرات مورفولوجية ، وتركيبية شاذة ، فى الأوراق ، والبراعم ، والأزهار . وإلى تأثيراتها الشاذة ، سميت بالمصطلح مورفاكتينات .

التركيب الكيماوى وعلاقته بدرجة النشاط

يمكن إعتبار المورفاكتينات Morphactins مشتقات الفلورين ، رغم أن الفلورين ، نفسه ، غير نشط فسيولوجياً ، يتركب من حلقتين سداسيتين ، يحصران ، بينهما ، حلقة خماسية ، كالآتى :

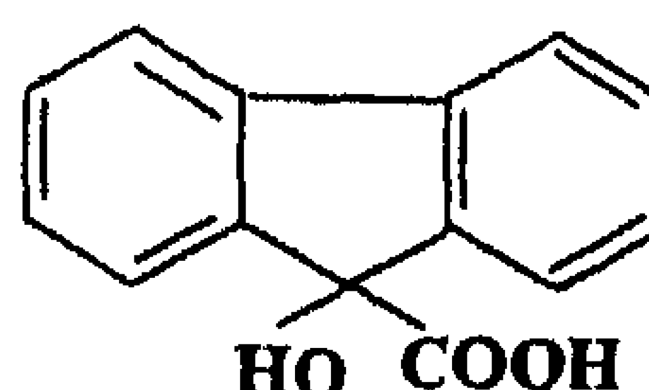
فلورين



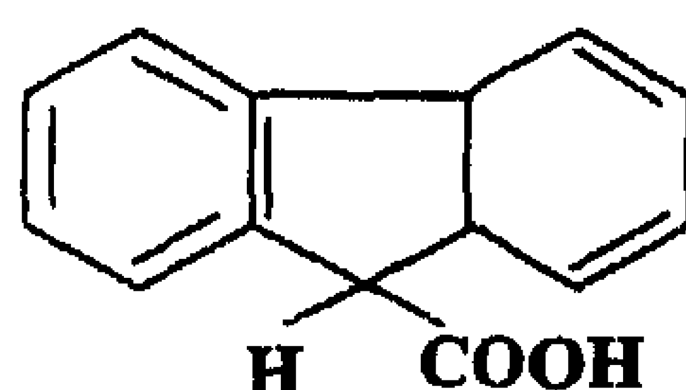
ويتحول الفلورين ، الغير نشط فسيولوجيا ، إلى مركب نشط فسيولوجياً ، إذا أضيف إليه أحد الشقوق الحامضية COOH ، أو إستراتها ، على ذرة كربون رقم 9 .

ويصبح أكثر وضوحاً إذا أضيف مجموعة كحولية OH ، على ذات الموضع . وتعرف المركبات ، فى هذه الحالة ، بالمورفاكتينات ، وهى نشطة فسيولوجياً .

ويوضح ذلك التراكيب البنائية الآتية :

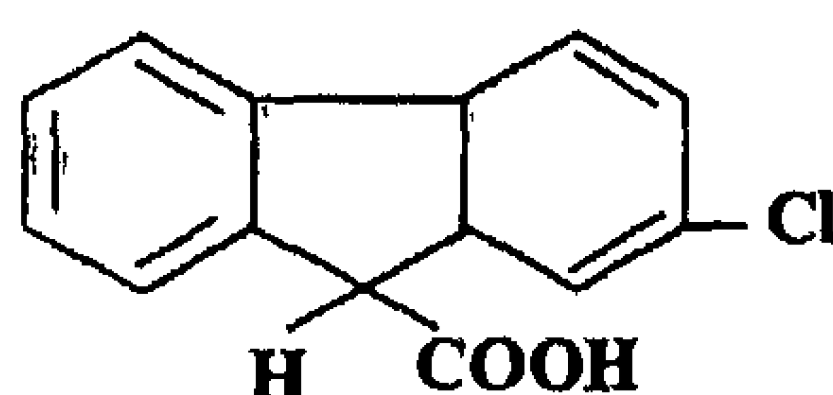


9 – hydroy florine – 9 – carboxylic acid
(Fleurenol فلورينول)



فلورين – 9 – حامض الكربوكسليك

وأهم مشتقات الفلوررينول Fleurenol ، هو مركب 2- Chloro-9- fleurenol (2-chloro-9 hydroxy florine –9 – carboxylic acid) فهو أكثر أفراد هذه المجموعة نشاطاً .



Chloro Fleurenol

ويمكن لمجموعة الكربوكسيل ، فى الجزئ ، أن تتفاعل مع أحد الشقوق القاعدية ، أو مع السكرات . وفى هذه الحالة ، يتكون استرات الكلوروفلورينول . وهى ، أيضاً، مركبات نشطة فسيولوجياً . ويبدو فى هذه الحالة ، عدم أهمية المجموعة الكربوكسية ، كشرط أساسى من شروط إظهار النشاط .

الحركة والإنتقال :

تتحرك الموفاكتينات بسهولة ، داخل النبات ، وتنتقل مع تيار النتح ، أو مع العصارة ، فى أنسجة الخشب ، أواللحاء ، على الترتيب ، خلال الجذور ، والأعضاء الهوائية ، فإذا عومل النبات بها ، فإنها تدخل سريعاً ، وبسهولة ، خلال الجذور ، أو الأعضاء الهوائية ، المعاملة ، وتتحرك حركة إستقطابية ، ونظامية ، خلال الخشب واللحاء ، على السواء ، وهى تميل إلى التراكم ، والتجميع ، فى الخلايا ، والأنسجة النشطة فسيولوجيا ، وخاصة مناطق الإنقسام الخلوى . ويبدو ، أن

المورفاكتينات تتحلل بسهولة ، وتهدم ، داخل الأنسجة النباتية النشطة ، حيث تقاوم النباتات المعاملة ، مدى واسع من تركيز هذه المواد ، دون ظهور أى علامات للسمية، وخاصة فى النباتات العشبية ، وذوات الفلقتين .

وإذا عوملت النباتات بهذه المواد ، عند حد السمية ، وهو تركيز مرتفع نسبياً ، مقارنة بمواد النمو النباتية الأخرى ، تأثرت الأعضاء الحديثة التكوين ، فقط ، وسرعان ما تستعيد النباتات قدرتها على النمو وبسرعة .

الدور الذى تلعبه المورفاكتينات فى حياة النبات

للمورفاكينات تأثيرات متنوعة Miscellaneous ، على النبات ، نوجز أهمها فيما يلى :

أ- التأثير على الشكل الظاهرى وتركيب النبات Morphological and Structural Effects

١- الإنبات ونمو البادرات Germination and seedling growth

وجد أن مركبات المورفاكتينات ، بوجه عام ، تثبط من إنبات بذور العديد من النباتات ؛ كما فى الأرابيدوبسس *Arabidopsis* والخس .

كما تثبط من نمو ، وتطور ، جنين البذرة وتميزها إلى بادرة . والتأثير التثبيطى أكثر وضوحاً مع الجذير ، عنه فى الريشة .

كما وجد أن التأثير التثبطى للمورفاكتينات ، يمكن إلغاء تأثيره ، بإستخدام الجبريلينات ، والكينينات ، فى حالة الإنبات . كما يمكن تخفيفه ، جزئيا ، أو كلياً، بإستخدام الجبريلينات فقط ، فى حالة البادرات . وفى الحالة الأخيرة ، لم يكن للمعاملة بالأوكسينات ، أو الكينينات ، أى أثر فى هذا الشأن .

٢- نمو وتطور المجموع الخضرى والجذرى

Growth and development of shoot and root system

تؤدى المعاملة بمركبات المورفاكينات ، عند التركيزات المنخفضة جداً ، إلى تنشيط نمو كل من المجموع الجذرى والخضرى ؛ كما فى *Luffa acutangula* . أما فى التركيزات الأعلى ، بدءً من 0.1 جزء فى المليون ، فهى تثبط من نموها ، وتطورها . فتظهر الجذور والسوق ، فى النباتات المتصلة ، قصيرة ، مع عدم تأثر عدد سلاميات الساق ، عكس أثر معوقات النمو ، ويظهر هذا التأثير ، بوضوح ، فى

النباتات ذات السوق القرصية أو القصيرة . ويرجع هذا التأثير ، التثبيطى ، إلى خفض معدل الإنقسام الخلوى ، فتأثيرها يتركز فى مناطق النمو ، والنشاط ، المرستمية . أى فى المرستيم القمى ، وليس فى المرستيم التحت قمى كمعوقات النمو . وإلى ذلك ترجع التشوهات الظاهرة للمورفاكتينات ومن الجدير بالذكر ، أن الأثر التثبيطى للمورفاكتينات ، يزول بعد فترة زمنية ، ويعود النمو إلى طبيعتة ، لفقد فعالية المورفاكتينات ، مع الزمن . كما يمكن إلغاء تأثير الموفاكينات ، أو التغلب على تأثيرها ، جزئيا ، بإضافة الجبريلينات ، وليس بالأوكسين ، أو بالكينيتين.

ومركبات المورفاكتين تثبط ، كلياً ، أو جزئيا ، من ظهور الجذور الجانبية ، فى كثير من النباتات ، مثل البسلة ، وغيرها من ذوات الفلقتين . وهو تأثير لا يمكن إنعكاسه بإستخدام أى من مواد النمو النباتية . ولكن هذا الأثر يمكن أن يزول ، أيضاً ، بعد فترة زمنية ، تختلف بإختلاف النباتات ، وعمرها الفسيولوجى ، والظروف البيئية . وقد يرجع الأثر التثبيطى لهذه المركبات ، إلى التأثير على تنظيم إنقسام الخلايا المرستيمية ، فى منشىء الجذر ، فتأثيرها التثبيطى ينحصر ، فقط ، فى منطقة المرستيم القمى ، وليس فى منطقة البريسيكل (الطبقة المحيطة) التى ينشأ منها الجذور الجانبية، وذلك على عكس المعوقات ، التى ينحصر تأثيرها على نشاط المرستيم التحت قمى .

٣- التغيرات المورفولوجية المتنوعة Miscellaneous Morphological Changes

يتأثر الشكل الظاهرى ، والتركيب التشريحي ، للنبات ، كثيراً ، عند المعاملة بالمورفاكتينات ، حيث تؤثر على منشئات المرستيم القمى ، وهو مركز تأثيرها . فعلى عكس معوقات النمو ، التى تخلو تأثيراتها من الشذوذ الموروفولجى ، فتظهر المكونات الخضرية و الزهرية ، الحديثة التكوين ، بشكل ظاهرى شاذ ، مقارنة بالشكل الطبيعى، عند المعاملة بالمورفاكتينات . ومن أمثلة ذلك ، ظهور الأوراق رقيقة ، ضعيفة ، مشوهة ، ملتفة ، أنبوبية ، رفيعة ، منثنية إلى أعلى . وإذا كانت الأوراق محلاقية ، لا يتكشف المحلاق بها ، كما فى البسلة . كما تنتفخ البراعم الجانبية ، وتتضخم بشكل مندمج . فتبدو وكأنها ثمار قرنية .

وهذه الأعراض الشاذة ، تشبه الأعراض التى تسببها بعض مضادات الأوكسين. أما الأزهار ، فتلتصق فيها الأجزاء الزهرية ، بدرجات متعددة . وقد تندمج الأزهار معا ، كما يتغير الترتيب السوارى للأجزاء الزهرية . ولوحظ فى النورات الهامة ، لعباد الشمس ، عدم تكوين الأزهار الشعاعية Ray flowers ، وإندماج كثير من الأزهار القرصية Disk flowers ، وتتحول الشماريخ الزهرية ، إلى تراكيب غضة، رطبة ، تشبه ثمار الفاكهة الكاذبة .

ومن الناحية التشريحية ، وجد أن المورفاكتينات تثبط من عملية إنقسام خلايا المرستيم القمى ، مع إختلال قطبيتها ، وإستقطابها . كما لوحظ تغيير نمط ، وتوزيع ، خيوط المغزل . فتنقسم الخلايا عشوائيا ، دون نظام . ورغم أن آلية ذلك غير معروفة بالضبط، إلا أنه تبدو وهى السبب فى تغير شكل الأوراق ، والأجزاء الزهرية ، المتكونة من البرعم ، بصورة شاذة ، وغير كاملة التمييز ، وعدم تأثر الأوراق الكاملة النمو ، أو البالغة المسنة ، المتكونة من قبل المعاملة . ومن الملاحظ أن النمو الشاذ ، الذى تسببه المورفاكتينات ، فى الأوراق ، والأعضاء الزهرية ، لا يمكن إنعكاسها ، بأى نوع من مواد النمو النباتية .

ب – التأثيرات الفسيولوجية :

١– تكوين الجذور العرضية Adventitious root formation :

يتشابه تأثير المورفاكتينات ، على تكوين الجذور العرضية ، على العقل الساقية ، والورقية ، مع تكوين الجذور الثانوية (الجانبية) على الجذر الأصلى ، تحت تأثيرها . فهى تحد كثيراً من تكوينها ، أو ظهورها ، حتى عند التركيزات المنخفضة جداً منه . وأن هذا التأثير التثبيطى لا يمكن إنعكاسه ، بواسطة الأوكسينات . وقد يتعارض ذلك مع أثرها التحفيزى على الإنقسام الخلوى . إلا أن هذا التأثير الأخير ، يكون مقترناً بإختلال إستقطاب ، وتوزيع ، خيوط المغزل . مما يتسبب عنه تشوه المشتقات الخلوية ، الناتجة عن الإنقسام ، وعدم إنتظامها فى النمو . حتى إذا ما تم تحفيز تكوين منشىء الجذر ، على العقلة ، فشل نموه الطبيعى ، وظهوره خارج العقلة المستخدمة ، وقد لوحظت هذه الظاهرة ، فى كثير من العقل الساقية ، عند معاملتها

بالمورفاكتينات ؛ مثل الكوليس . حيث أظهر التركيب التشريحى ، نشأة مبادىء الجذر ، وفشل نموها ، خارج العقل .

٢- تأخير الشيخوخة وإسراع التساقط :

بالرغم من أن المعاملة بالمورفاكتين تحفظ الأوراق خضراء ، لمدة طويلة، وتُخليها تماماً من أعراض الشيخوخة ، إلا أنها تسرع من تساقطها ، حتى وإن كانت تبدو نشطة فسيولوجياً . كما تسرع ، أيضا ، من تساقط الأزهار والثمار .

٣- السيادة القمية Apical dominance :

يتشابه تأثير المورفاكتينات مع الجبريلينات ، من حيث تأثيرهما المضاد للسيادة القمية . فقد وجد أن المعاملة بالمورفاكتين ، تلغى أثر السيادة القمية ، نظرا لما يسببه من تشوه ، وتلف ، المشتقات الخلوية ، الناتجة عن إنقسام البرعم الطرفى ، وتثبيط نشاطها ، وهو مركز تخليق الأوكسين ، فينخفض تخليق الأخير ، مما يترتب عليه ، ظهور التفريع الجانبى ، على الساق . ويظهر النبات بشكل متورد لتقارب العقد ، وقصر السلاميات ، تحت تأثير المورفاكتين . ويمكن إنعكاس أثر المورفاكتينات ، بإستخدام الأوكسينات ، عند إستخدامهما معا . فكل منهما ، يضاد تأثير الآخر . على العكس من ذلك ، فإن إستخدام المورفاكتينات مع الجبريلنات ، معاً ، يظهرا أثراً تراكمياً، على نمو الساق ، وسيادته القمية .

٤- الانتحاءات Tropism

وجد أن معاملة البادرات بالمورفاكتينات ، تلغى ، تماما ، أثر الجاذبية الأرضية أوالضوئية . فعند وضع البادرات المعاملة ، فى الوضع الأفقى ، أو تعريضها للضوء ، من جانب واحد . لوحظ فقد هذه البادرات لحساسيتها لعامل الجاذبية أوالضوء . وإستمرارها فى النمو الأفقى ، دون إستجابة للجاذبية ، أو فى النمو الرأسى ، دون إستجابة لأثر الضوء . وهذا التأثير غير عكسى ، بمعنى أنه لا يمكن إنعكاسه ، بأى نوع من مواد النمو النباتية المعروفة . وبالرغم من أن هذه الظاهرة سائدة ، فى غالبية النباتات المختبرة ، إلا أنه لوحظ وجود بعض الحالات الشاذة ، فى ذلك ، فلم يستجب الحامل الجرثومى للبايلوبولس *Piloblus* للمعاملة بالمورفاكتين . وعلى العموم ، فإنه يعتقد أن المورفاكتينات تلغى هذا الأثر ، فى غالبية النباتات ، كنتيجة غير مباشرة ،

من خلال تأثيرها على تثبيط حركة ، وإنتقال ، الأوكسينات ، جانبياً ، فيظل تركيز الأخيرة منتظماً فى جميع الخلايا .

٥- التزهير Flowering :

تؤخر المورفاكتينات من التزهير ، فى عدد كبير من النباتات العشبية ، والشجرية . وهو يشبه ، فى ذلك ، تأثير المعاملة بالجبريلينات . فكلاهما مثبط للتزهير. وقد وجد أن إستخدامهما معا ، يظهرا تأثيراً تراكمياً Accumulative فى هذا الشأن .

ويختلف تأثير المورفاكتينات على النسبة الجنسية ، بإختلاف النباتات . فقد وجد أن المعاملة به ، أدت إلى زيادة عدد الأزهار المذكرة ، على حساب عدد الأزهار المؤنثة ، فى الكوسة ، والعكس صحيح مع الخيار ، حيث زاد عدد الأزهار المؤنثة ، عند إستعمال نفس التركيز ، لذات المركب المستخدم . وفى النباتات التى تحمل أزهاراً خنثى ، كما فى الفلفل ، والدخان ، وجد أن المعاملة بالمورفاكتين ، تشجع تكوين الأعضاء المؤنثة ، على حسب الأعضاء المذكرة ، حيث ثبطت من تكوين الأعضاء المذكرة . وفى الكتان ، أنتجت الأزهار مبايض مزدوجة .

آلية وميكانيكية التأثير Mechanism of action

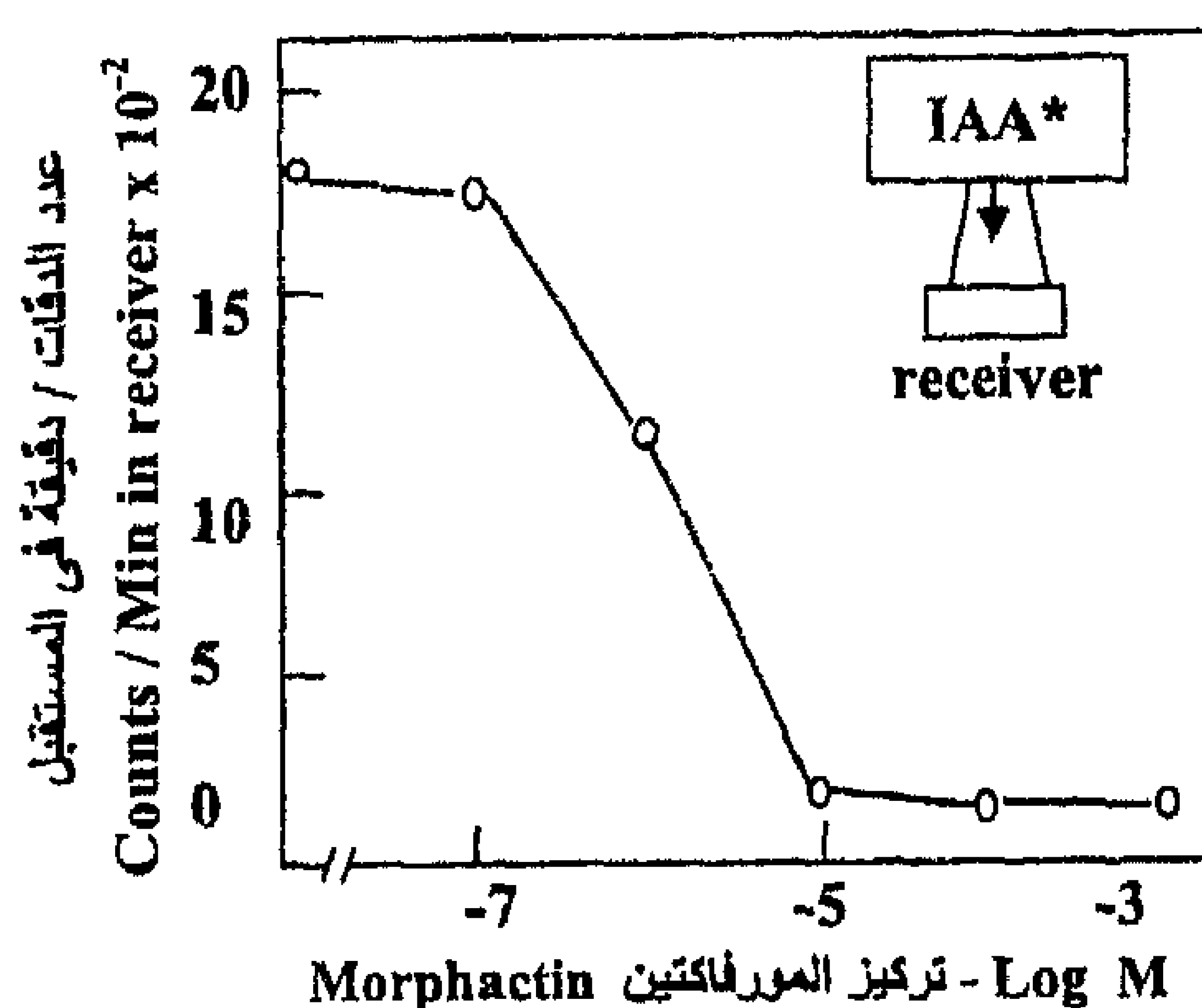
تشير الظواهر المورفولوجية ، والفسيولوجية ، المتنوعة ، التى يؤثر عليها المورفاكتينات ، على أن آلية عملها ، تتم من خلال ميكانيكيات متشابكة ، معقدة ، ذات علاقة بالجبريلينات ، أو الأوكسينات ، أو كلاهما معا ، سواء كان ذلك تخليقا ، أو نشاطاً ، أو إنتقالاً . فتثبيط النمو ، الملاحظ فى غالبية النباتات . تحت تأثير المورفاكتينات ، يمكن إنعكاسه ، جزئياً أو كلياً ، عن طريق إضافة الجبريلينات . فكلاهما ، ينافس تأثير الآخر . ولو أن ذلك يختلف بإختلاف النباتات . ويوحى هذا التأثير التنافسى ، بإحتمالية أن تتم آلية التأثير ، عن طريق تأثير وجود المورفاكتينات على معدل تخليق ، ونشاط ، الجبريلينات ، فى مثل هذه النباتات ، خاصة وأنه كان يعتقد بوجود تشابه تركيبى ، ولو ظاهرى ، بين هيكل الفلورين ، فى المورفاكتينات ، وحلقات هليكل الجيبان (A,B and C) فى الجبريلينات .

وجاء الإعتراض على هذه الإختمالية ، من ناحيتين ؛ **الأولى** هى التأثير التنافسى ، **والثانية** هى الشكل التركيبى . فمن ناحية التأثير التنافسى ، وجد أن المعاملة بالمورفاكتينات ، لا تؤثر على معدل تخليق ، ونشاط ، الجبريلينات فى الفيوزاريوم . وأن التثبيط التنافسى بين الجبريلين و الموفاكتين ، على النمو ، يختفى ، فى بعض النباتات ، ويوجد فى البعض الآخر . بل وأكثر من هذا ، فقد وجد أن إضافة أى منهما ، قد يسبب تنشيطاً ، وزيادة فى نمو الساق ، كما فى اللوف *Luffa acutangula* ، ولا يضاد تأثير أى منهما لتأثير الآخر. وكان تأثيرهما ، معا ، تأثيراً تراكمياً . كما كان تأثيرهما على النسبة الجنسية ، متشابهاً ، أيضاً . فهما يثبطان تكوين الأزهار فى الفربيتس ، وينشطان التعبيرات الجنسية الذكرية ، وتأثيرهما المشترك هو تأثير تراكمى أيضاً . ومن ناحية التركيب البنائى ، لوحظ أن هذا التشابه الظاهر ، ليس حقيقياً . فقد دل الفحص الثلاثى الأبعاد، أن جزئ الجبريلين بيضى ، أو كروى ، الشكل ، بينما يأخذ الشكل القرصى فى المورفاكتين .

ومن ناحية أخرى ، قد تأخذ آلية تأثير المورفاكتين منحى آخر ، تؤيده بعض التأثيرات الفسيولوجية للمورفاكتين ، وعلاقته بالأوكسين . فقد وجد أن هنالك تشابهاً كبيراً بين تأثير المورفاكتين والجبريلين ، فى تقليل السيادة القمية ، وفقد حساسية البادرات للضوء والجاذبية ، وخفض تكوين الجذور العرضية . كما وجد إختلافا كبيراً بين تأثيراتهما ، على ظواهر متنوعة أخرى . فالمورفاكتين فشل فى تحليل المواد المدخرة ، فى إندوسبرم الشعير ، عند إضافته لنصف حبه خالية من الجنين ، على عكس الجبريلين ، الذى حفز من تخليق ، ونشاط ، إنزيم α amylase ، وتحليل النشا إلى سكر مختزل . كما وجد أن معاملة نباتات البسلة بالكلوروفلورينول ، أدى إلى زيادة نشاط إنزيم IAA oxidase ، وإنخفاض محتوى الأوكسين فى الجذور ، دونما تأثير معنوى على مستوى الجبريلينات . كما أمكن إنعكاس تأثير المركب المورفاكتينى ، بإضافة الأوكسين ، فى بعض الحالات .

ولما كانت الإنتحاءات مرجعها ، الأساسى ، هو إختلاف تركيز الأوكسين ، على جانبى العضو النباتى ، المستجيب لأثر الضوء ، أو الجاذبية الأرضية . وأن المورفاكتين ، هو المسبب لعدم نشاط الأوكسين ، إضافة إلى تثبيط إنتقاله جانبياً ، فى

منطقة الانحناء . فإن كل هذه الملاحظات ، دعت إلى الإعتقاد بأن آلية عمل المورفاكتين ، فى مثل هذه الحالات ، لابد وأن تتم من خلال التأثير على الأوكسينات ، تخليقاً ، أو تنشيطاً ، أو إنتقالاً . وقد تأكد ذلك ، فى حالات كثيرة ، منها دراسة تأثير المورفاكتين على الانتقال القاعدى ، لإندول حمض الخليك المرقم ، بإستخدام ^{14}C ، فى أعناق أوراق البسلة كما فى الشكل ، والفاصوليا ، وسوقها ، وأغماد الشوفان ، والنجيليات الأخرى .



شكل بيانى يوضح تأثير المورفاكتين على الإنتقال القاعدى لإندول حامض الخليك المرقم ^{14}C فى أعناق البسلة

الفصل السادس والثلاثون

التزهير وهرمونات الإزهار

Flowering and Flowering Hormones

- تقديم .
- العوامل التى تؤثر على التزهير فى النبات :

الضوء – الإرتباع – التأقت الضوئى – نسبة المواد الكربوهيدراتية : المواد النيتروجينية .

- تعاريف ومصطلحات علمية :

نباتات النهار القصير – نباتات النهار الطويل – نباتات محايدة ضوئياً – نباتات وسيطة – دفع الإزهار – التكثيف الزهرى – الدورة الدافعة ضوئياً .

- طبيعة التنشيط الضوئى .
- المستقبل الضوئى .
- أهمية البرعم النشط .
- محاولات التعرف على هرمون الإزهار .

الفصل السادس والثلاثون

التزهير وهرمونات الإزهار

Flowering and Flowering Hormones

تقديم :

يمكن إعتبار مرحلة تكون الأزهار ، فى النبات ، مرحلة مستقلة عن مراحل نموها . ففى بعض النباتات يمكن تحديد هذه الفترة تماماً ، حيث أن النبات يبدأ فوراً فى التزهير ، عقب إنتهائه من مرحلة النمو الخضرى . وفى بعض أنواع النباتات الأخرى ، لا يمكن الفصل بين مرحلتى النمو الخضرى والزهرى ، حيث يستمران معاً. وفى بعض أشجار الفاكهة ، كثيراً ما يشاهد وجود فترة محددة ، يعطى النبات أثناؤها أزهاراً فقط ، ثم تنتهى هذه الفترة ، ويبدأ النبات فى النمو الخضرى ، والمثال الواضح فى ذلك ، أشجار المشمش ، والخوخ البالغة .

العوامل التى تؤثر على التزهير فى النبات : Factors Affecting on Flowering

وجد أن هناك مجموعة من العوامل المحددة ، ضرورية ، لتحول النبات من مرحلة النمو الخضرى إلى طور التزهير ، وإلا مكث النبات عقيماً ، أى لا يعطى أزهاراً .

ومن أهم العوامل البيئية التى تؤثر على التزهير ما يلى :

١- الضوء : Light

قديماً ذكر الألمانى (Sachs (1860 أن الضوء يلزم لأغلب النباتات الخضراء ، لإستمرار حياتها ، ولدفعها لعملية الإزهار ، وأنه يبدو أن الورقة ، هى المستقبل الرئيسى للضوء .

٢- الإرتباع : Vernalization

وفى سنة 1917 ، لاحظ كل من Geslav and Gasnner ، أن درجة الحرارة المنخفضة (البرودة) ، يمكنها أن تؤثر ، فى بعض النباتات ، وتدفعها للإزهار . إذا ما عوملت بذور هذه النباتات ، مسبقاً بدرجات حرارية منخفضة ، مثل ،

حبوب القمح ، وأطلقا ، على هذه العملية ، بالإرتباع . وأمكنهما بتعريض حبوب القمح لدرجات حرارة منخفضة ، إستكمال دورة حياة القمح ، فى فترة أقل ، وأطلقا على هذا التأثير ، Thermoperiodism ، وهو إصطلاح يطلق على مدى تأثر ، وإستجابة النبات ، أو أجزاء منه ، للبرودة . وسميت هذه العملية ، فيما بعد ، كإصطلاح عام ، بالإرتباع Vernalization ، ولكنه ثبت، بعد ذلك ، أن كثير من النباتات ، لا تستجيب لمثل هذه المعاملة .

٣- التأقت الضوئى Photoperiodism

قام كل من (1919- 1920) Garner and Allard ، بوزارة الزراعة الأمريكية ، بإستنباط سلالة جديدة ، من سلالات الدخان *Tobacco* ، وإكتشفا أن هذه السلالة هى طفرة من الطفرات ، لا تزهر فى نفس الميعاد الذى يزهر فيه نبات الدخان. وسميت هذه السلالة Merylard Mammoth . هذه السلالة تزهر فى ديسمبر فقط ، وليس فى يوليو وأغسطس ، كالنبات العادى .

وعندما نُميت هذه السلالة ، فى الصوبة ، تحت ظروف ضوئية مختلفة ؛ من حيث طول فترة الإضاءة ، وجد أن الظروف الضوئية القصيرة ، والتى تشابه الظروف الضوئية بشهر ديسمبر ، أدت إلى إزهار هذه السلالة ، أى مبكراً ، مثلها فى ذلك ، مثل النباتات الناتجة منها .

وعرف لأول مرة ، تأثير فترات الإضاءة والإظلام ، وتحكمها فى إزهار النباتات . وسميت إستجابة النباتات ، فى إزهارها ، للضوء ، بإصطلاح التأقت الضوئى Photoperiodism .

ومن ذلك الحين ، إنقسمت الأبحاث ، الخاصة بأثر الضوء على التزهير ، إلى مجموعتين رئيسيتين :

الأولى : وكان الغرض منها ، التعرف على سبب ، أو أسباب ، تأثير الضوء .

والثانية : كان الغرض منها محاولة تقسيم النباتات ، من حيث تأثير الضوء عليها، ومدى إستجابتها له .

٤- نسبة المواد الكربوهيدراتية : المواد النيتروجينية : C: N Ratio

ففى الفترة من 1925 - 1930 قام كل من Hamner and Bonner بمحاولة التعرف على سبب تأثير الضوء ، على النبات ، ودفعه للإزهار . وكان

الإعتقاد السائد فى ذلك الوقت ، أن عملية تأثير الضوء ، لا تتعدى تأثيرها على عملية التخليق الضوئى Photosynthesis ، وإنتاج المركبات الكربوهيدراتية المختلفة ، وعلاقة المستوى الكربوهيداراتى ، بالمستوى النيتروجينى ، للنبات .

وفعلاً نجح Bonner ، فى أحد تجاربه ، على نبات الكربزانثيوم ، أن يشجع هذه النباتات على التزهير ، برشها بمحاليل ، ذات تركيزات مختلفة ، من السكروز .

تعاريف ومصطلحات : Definitions and Scientific expression

خلال الفترة بين 1934- 1937 ، قام كل من Chajalhau و Knott ، كلاً على حده ، بمحاولة لتقسيم النباتات المختلفة ، حسب إحتياجاتها الضوئية اللازمة للإزهار . وإستنتجا من تجاربهما ، على النباتات المختلفة ، إستنباط جملة إصطلاحات أصبحت ثابتة ، ومتعارف عليها ، حتى الآن ، منها :

١ – نباتات النهار القصير 1- Short – day plants :

وهى النباتات التى تزهر عند تعريضها لفترات إضاءة قصيرة ، مثل : الفراولة strawberry و فول الصويا soya bean .

٢ – نباتات النهار الطويل 2- Long – day plants :

وهى النباتات التى تزهر ، فقط ، عند تعريضها لفترات إضاءة طويلة ، مثل : الخس ، الفجل ، السبانخ و البنجر .

٣ – نباتات محايدة ضوئياً 3- Indeterminal plants :

وهى مجموعة النباتات التى لا تتأثر بفترات إضاءة معينة ، مثل ، الطماطم ، الكوسة ، الفلفل ، القطن ، وبعض أنواع الدخان .

٤ – نباتات وسيطة 4- Intermediate plants :

وهى النباتات التى تزهر عند تعريضها لفترات متساوية ، تقريباً ، من الضوء والظلام ، مثل ، أشجار الفاكهة .

وهذه التعريفات الأربعة ، بهذا المفهوم ، تعتبر غير صحيحة ، أو دقيقة ، الآن. ولو أنها مازالت مستعملة .. وسيتم تعديل هذه التعريفات ، أو الاصطلاحات ، مستقبلاً ، كما سيأتى بيانه ، بعد معرفة الدور الذى يلعبه الضوء ، وفترات الإضاءة ، فى إزهار النباتات .

٥- دفع الإزهار 5- Floral Induction :

وهى عبارة عن سلسلة التفاعلات ، والتغيرات الحيوية ، والكيماوية الداخلية، غير المرئية ، التى تحدث للبرعم الخضرى ، ليتحول إلى برعم زهرى ، وهى تحتاج إلى نظرة تحليلية .

٦- التكشف الزهرى 6- Floral Initiation :

وهى عبارة عن التحورات الظاهرية ، والمرئية (بالعين أو بالمجهر) والتى تحدث للبرعم الخضرى ، عند تحوله إلى برعم زهرى ، ويتم دراسة هذا المؤثر الخارجى ، الظاهرى ، بالدراسة التشريحية ، أو المورفولجية ، أو كلاهما .

٧- التزهير 7- Flowering

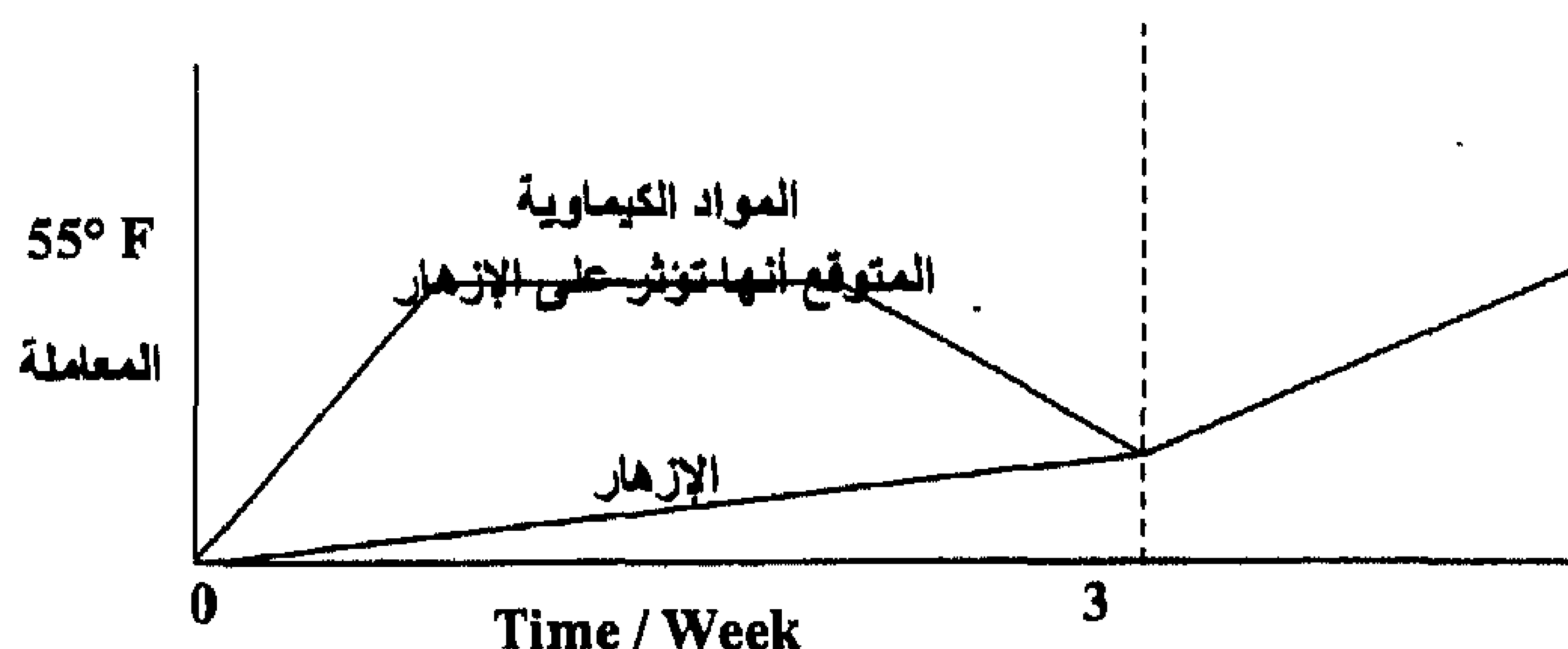
هو كل العمليات التى تحدث بالنبات ، ويكون مؤداها تحول ، أو تكشف، البرعم الخضرى إلى برعم زهرى .

وفى كثير من النباتات ، يمكن فصل ، وتمييز ، مرحلة الدفع للإزهار Floral induction ، عن مرحلة التكشف الزهرى Floral initiation ، وذلك لإختلاف الظروف التى يحتاج إليها كل مرحلة ، على حده . فعلى سبيل المثال ، وجد أن دفع نبات الكريزانثيوم (الأراولا) للتزهير ، يحتاج إلى تعريضه لفترة 8½ ساعة ظلام متصل ، 15½ ساعة ضوء لفترة ضوئية واحدة ، وهى ظروف ضرورية لدفع النبات للتزهير . وعند نقل النبات إلى ظروف أخرى ، بعد تلبية إحتياجاته ، وتعريضه للفترة السابقة ، من الضوء والظلام؛ أى أن الإحتياجات الأولى غير متوفرة ، فإن البرعم الخضرى يبدأ فى التكشف ، والتحول ، إلى برعم زهرى ، وذلك لأن الظروف التى يحتاج إليها التكشف Floral initiation ، تختلف عن الظروف التى يحتاج إليها دفع النبات للإزهار Floral induction ، فى نبات الكريزانثيوم ، والتى يمكن تمييز المرحلتين بها .

وفى نباتات أخرى ، كالزيتون ، مثلاً ، لا يمكن فصل ، أو تمييز ، مرحلتى دفع النبات للتزهير ، وتكشف البرعم الخضرى إلى برعم زهرى ، وذلك لتشابه الظروف التى تحتاج إليها كل من المرحلتين ، وتصبح المرحلتين متداخلتين ، لا يمكن

التمييز بينهما . و لدفع مثل هذه النباتات إلى التزهير ، والحصول على برعم زهرى ، فإنها تحتاج إلى توافر درجة حرارة قدرها 55 ° ف ، لمدة تتراوح بين 5 – 7 أسابيع، وإذا تغيرت الظروف عن ذلك ، لا يمكن للنبات أن يزهر .

وفى محاولة لفصل مرحلتى الدفع والتكشف ، فى النبات ، أخذت عينات نباتية للتحليل ، خلال تلك الفترة ، ودلت تحليل العينات ، المأخوذة ، على وجود تغيرات واضحة فى التركيب الكيماوى الداخلى ، فى الأسبوع الأول ، حتى الأسبوع الثالث ، ثم تعود الحالة الكيماوية ، إلى ما كانت عليه ، فى بداية التحليل ، بعد مرور الأسابيع الثلاث . وقد دلت الأبحاث على أن هذه التحولات الغذائية ، التى تحدث فى الثلاث أسابيع الأولى ، تحتاج ، أيضاً ، إلى توافر هذه الظروف ، كما يوضحه الشكل الآتى :



ومن المنحنى ، يتضح أن عملية دفع النبات للتزهير Induced ، تحتاج لثلاث أسابيع ، يتم فيها تعريض النبات إلى درجة حرارة قدرها 55° ف ، ثم تبدأ بعدها مرحلة التكشف ، لتحويل البرعم الخضرى إلى زهرى Initiation ، وهى مرحلة تحتاج لنفس الظروف ، أيضاً ، من درجة الحرارة .

٨– دفع التأقت الضوئى 8- Photoperidic Induction

وهى عبارة عن عملية دفع النبات للإزهار ، عن طريق تعريضه إلى تعاقب الضوء والظلام ، ولو لدورة ضوئية واحدة . وبعد دفع النبات للإزهار ، عن طريق الضوء ، يصبح النبات مؤهلاً للإزهار ، حتى ولو نقل إلى ظروف أخرى ، غير ملائمة للإزهار ، بعد المعاملة .

٩– الدورة الدافعة ضوئياً 9- Photo –Inductive cycle :

وهى أى دورة ضوئية ، خلال اليوم الواحد ، لازمة لدفع نبات معين للإزهار. فقد وجد مثلاً ، أن 9 ساعات إظلام ، +15 ساعة إضاءة ، تعتبر دورة دافعة للإزهار

فى نبات الكريزانثيوم . وهناك بعض النباتات تحتاج لدورة واحدة دافعة للإزهار ، وتكفى لها ، لإتمام الإزهار . وهناك نباتات أخرى تحتاج لدورتين فقط ، وهناك نباتات أخرى تحتاج لعديد من هذه الدورات .

ويلاحظ أنه فى حالة النباتات التى تحتاج لدورة واحدة فقط ، فإن تكرار هذه الدورات ، الملائمة لها ، تزيد من كفاءة إزهار ، مثل هذه النباتات .

طبيعة التنشيط الضوئى

يمكن تلخيص نتائج التجارب الأولية التى أجريت على الإزهار ، فى الفترة من (1934 – 1937) ، لتوضيح طبيعة التنشيط الضوئى ، فى النقاط الآتية :

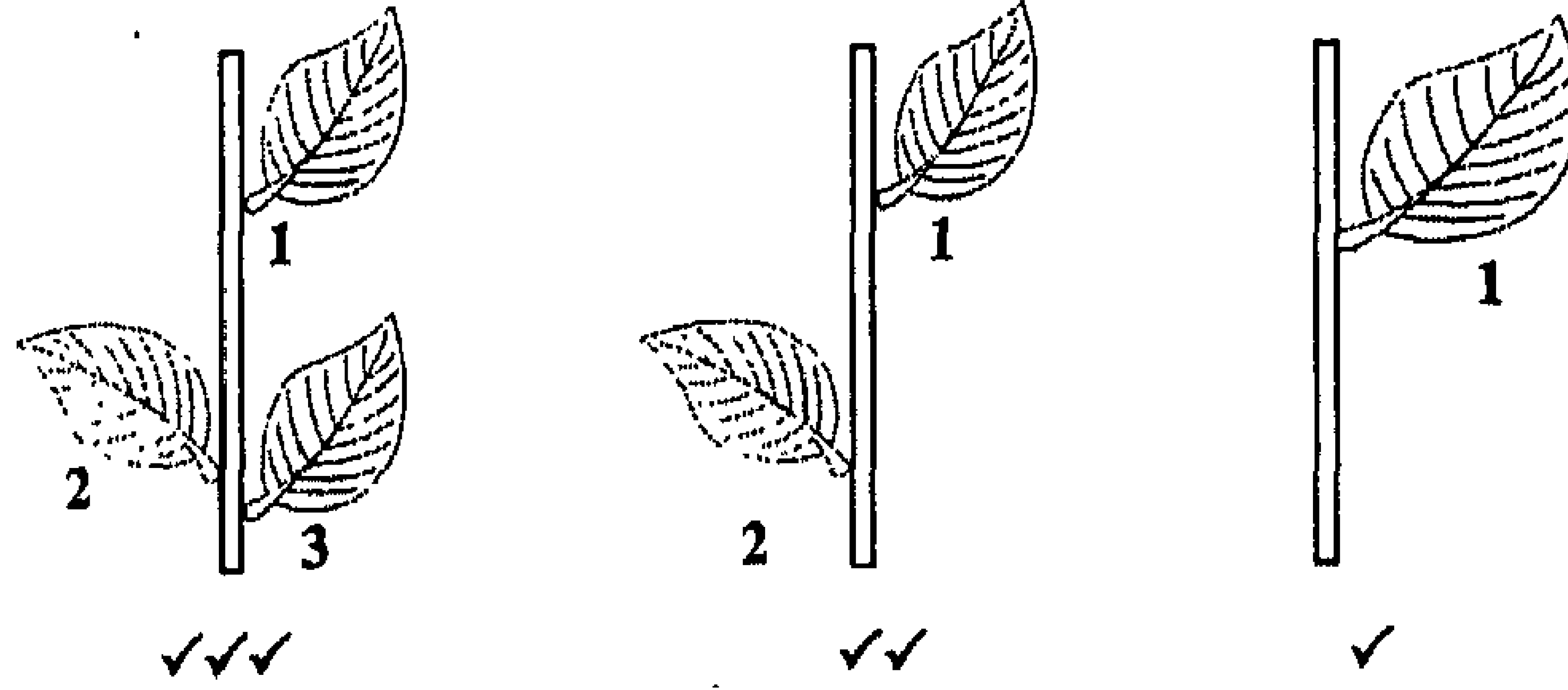
١) حاول Knolt ترتيب النباتات فى مجاميع ، حسب إحتياجاتها الضوئية ، فقام بتعريض مجموعة ، كبيرة ، من النباتات لفترات ، مختلفة ، من الإضاءة والإظلام، ليحدد إحتياجات هذه النباتات من الضوء ؛ أو بمعنى آخر لكى يحدد الدورة الضوئية اللازمة للإزهار Photoinductive cycle . وقد أثبت من دراسته ، أن الورقة ، البالغة ، هى المستقبل الرئيسى ، للمنشط الضوئى ، فى حالة الإزهار ، لتجارب التأقت الضوئى ، وذلك بخلاف التأقت الحرارى Thermoperiodisum (حالة النباتات المستجيبة للحرارة) ، فإن المستقبل الرئيسى المنشط للحرارة ، هو البرعم النشط .

٢) قام Chajalhan بسلسلة كبيرة من التجارب ، كان الغرض منها :

أ) تحديد هل الورقة ، فعلاً ، هى المستقبل للمنشط الضوئى أم لا . ب) كم عدد الأوراق التى يحتاجها البرعم الخضرى ، الواحد ، لكى يتحول إلى برعم زهري . ج) فى حالة ما إذا كانت الورقة هى المستقبل الرئيسى للمنشط الضوئى . فما هى طبيعة المادة المتكونة داخل الورقة ، والتى تنتقل إلى البرعم الخضرى ؟ . د) ما هى سرعة إنتقال مثل ، هذه الرسائل (كيماوية أو هرمونية أو إحدى المركبات الأساسية الغذائية) ؟ . هـ) هل جميع الأوراق تعمل بكفاءة واحدة ، فى إستقبال المنشط الضوئى أم لا ؟ .و) وهل كل أجزاء الورقة متكافئة فى ذلك ؟

ولتحديد ما إذا كانت الورقة فعلاً هى المستقبل الرئيسى للمنشط الضوئى فى حالة الأزهار . قام Chajalhan باختيار مجموعة من النباتات ، معروفة مسبقاً ، أنها

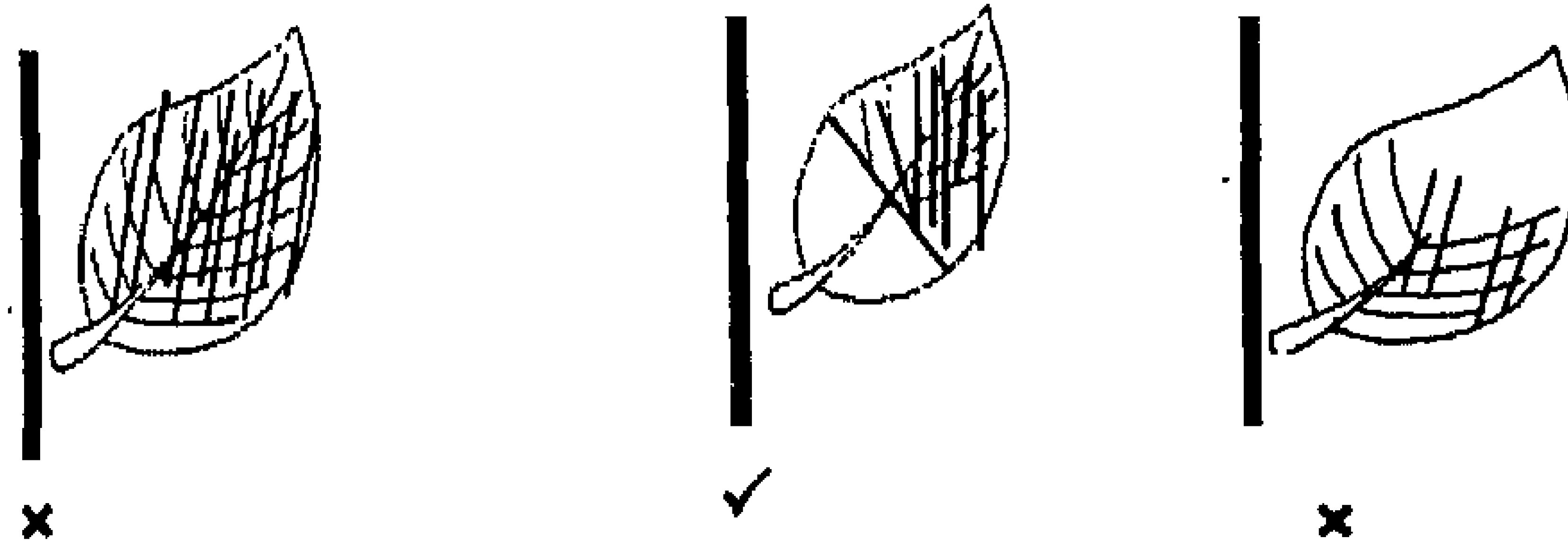
قصيرة النهار ، فوجد أن نبات الكريزانثيوم تكفيه عادة 8½ ساعة إظلام ، 15½ ساعة إضاءة لدفعه للتزهير . ثم قام باختيار عدد من النباتات من سلالة نقية . يختلف عدد أوراقها ، وعرضتها جميعاً إلى 8½ ساعة إظلام ، 15½ ساعة إضاءة . وإستنتج أن وجود ورقة واحدة ، على النبات ، تكفى لدفعه للإزهار . ولو أن الورقة الثالثة ، على النبات (أو الفرع) ، الكاملة التفتح ، والنشطة فسيولوجياً ، وبدءً من لقمة النامية كانت أنشط ، وأكفأ ، الأوراق للدفع للإزهار . ويوضح ذلك الرسم التخطيطي الآتى :



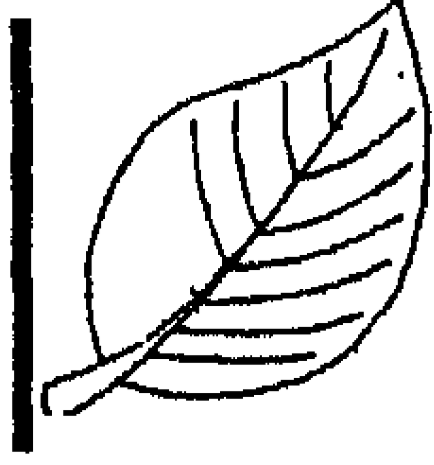
حيث : ✓ = كفاءة التزهير

ولإثبات أن الورقة هى المستقبل الرئيسى للمنشط الضوئى ، وليس للبرعم ، قام بتغطية الورقة النباتية بورق أسود ، فوجد أن النبات لا يزهر . وهو ما يثبت أن الورقة ، فعلاً ، هى المستقبل الرئيسى للمنشط الضوئى ، وإستنتج أنه لابد وأن يتكون داخل الورقة مادة ما ، ذات تأثير واضح على الإزهار ، كما وجد نتيجة تجاربه العديدة ، أن ⅛ ورقة ، فقط ، كافياً لإنتاج المؤثر ، أو الهرمون المؤثر ، على الأزهار.

وعند إعادة التجربة بتغطية الجزء السفلى للورقة ، بورق أسود ، فى واحدة من التجارب ، وتغطية الجزء العلوى ، فى تجربة أخرى ، وجد أن النباتات فى الحالة الأولى ، لم تزهر ، فى حين أزهرت فى الحالة الثانية ، كما فى الرسم التخطيطى الآتى :



ولإثبات ما إذا كان طلاء الجزء القاعدى للورقة ، يمثل إعاقة لمرور المؤثر، أو الهرمون ، اللازم للدفع للإزهار ، أو أن الجزء القاعدى للورقة هو المستقبل الرئيسى للضوء . قام بطلاء نصف الورقة بالطول ، تاركاً العرق الوسطى دون طلاء، فوجد أن النبات يزهر ، حتى ولو قام بطلاء النصف العلوى ، أيضا . ووجد أن ⅛ ورقة ، تكفى للدفع للإزهار ، إذا ما تم تعريضها لدورة دافعة ضوئية .



ويعنى ذلك ، أنه يتكون مادة ما ، نتيجة إستقبال الورقة للضوء ، تتجه للبرعم النشط ، حيث تدفعه للإزهار ، أطلق عليها تجاوزاً Florigen ، وقد ثبت أن هذه المادة هرمونية ، وذلك للأسباب الآتية :

أ) أن المادة تنتقل بكميات ضئيلة جداً . ب) أن هذه المادة تنتقل فى أنسجة اللحاء ، والأنسجة الحية فقط . ج) أن هذه المادة يمكن أن تنتقل خلال أنسجة الإلتحام ، بين الأعضاء المختلفة ، من النبات. د) سرعة إنتقال هذه المادة ، داخل الأنسجة الحية ، تتراوح من 6 – 9 سم / 24 ساعة . وهذه صفة من صفات الهرمونات ، وتختلف فى ذلك عن المواد المهضومة بالنبات ، والتى تصل سرعتها ، داخل اللحاء ،إلى 100 سم /ساعة . وأن هذا الهرمون ينتقل إلى أعلا وأسفل ، بسرعة متساوية ، تقريباً .

مما سبق يمكن أن نقول أن التجارب ، الأولية ، على الإزهار ، حتى العام 1937 م ، قد أثبتت أن الورقة هى المستقبلة للمنشط الضوئى ، فى حالة الإزهار . وأن الورقة الثالثة على النبات (أو الفرع) ، الكاملة التفتح ، هى أنشط الأوراق للدفع للإزهار .وأن ⅛ ورقة كافية لإنتاج المؤثر أو الهرمون . وأن ما تنتجه الورقة ، بعد تعريضها للمنشط الضوئى ، هى ، مادة هرمونية ، سميت تجاوزاً Florigen . وأن هذا المنشط ثبت أنه مادة هرمونية ، وذلك لأن هذه المادة تنتقل بكميات ضئيلة جداً ، فى أنسجة الخلايا الحية فقط . ويمكن أن تنتقل خلال أنسجة الالتحام بين الأعضاء المختلفة من النبات . وتصل سرعة انتقال هذه المادة ، داخل الأنسجة الحية ، من 6 – 9 سم / 24 ساعة . وأن هذا الهرمون ينتقل من أعلى وإلى أسفل ، بسرعة متساوية تقريباً . كما ثبت من تجارب التطعيم ، أنه هرمون واحد ، للنباتات طويلة النهار ، وقصيرة النهار .

المستقبل الضوئى Light Accpter

تشير التجارب السابقة ، بأنه لابد من وجود صبغة معينة ، تستجيب للضوء ، وتوجد فى الورقة بالذات ، حيث يُحولّ الضوء إلى عمل معين ، يظهر فى صورة إنتاج هرمون ، أو إنزيم خاص ، له طريقة عمل محددة .

ومن المعروف أن لكل مادة صفات فيزيفية تميزها عن غيرها ، أهمها صفة إمتصاصها لطيف معين ، ومحدد ، من أطياف الضوء ، وأن هذه الصفة لا تشاركها فيه مادة أخرى ، فالأوكسين IAA ، مثلاً ، يمتص طيف ضوئى عند 246.4 um ، فى حين أن IAN ، لا يمتص الطول الموجى السابق ، ولكنه يمتص طيف طول موجته 751 mu ، كما وأن الكلوروفيل أكثر كفاءة فى امتصاص الطيف الضوئى الذى طول موجية 430 ، 650 um ، وهى صفة مميزة له . فلكل مادة إذن ، صفات كيماوية ، وفيزيائية ، محددة ، ومن هذه الصفات الفيزيقية ، قدرتها الخاصة على إمتصاص طيف ضوئى معين من أطيافه .

وفى محاولة لمعرفة تأثير الأطياف الضوئية المختلفة على الإزهار ، قام كل من Hendrickes and Borthwick (1944) بمحاولات لمعرفة نوع الضوء (الطيف المحدد) المؤثر على عملية الإزهار . وكذا معرفة كيفية عمل الصبغة ، المستقبلة لهذه الأطياف ، عن طريق عزل ، وتعريف ، هذه الصبغة .

وكانت أهم نتائج هذه البحوث أن : النباتات ، وخاصة قصيرة النهار ، تستقبل الضوء الأحمر ، أثناء النهار ، ثم تتحول هذه النباتات فى إحتياجاتها أثناء الليل ، وتستجيب ، فقط ، للإضاءة الحمراء البعيدة . وذكرا ، أن أكثر هذه الأطياف تأثيراً على عملية الإزهار ، هو الأحمر بطول موجة 660 um ، والأحمر البعيد بطول موجة 730 um . وأنه إذا تعرضت هذه النباتات ، قصيرة النهار ، إلى فترة إظلام قصيرة ، أثناء فترة الإضاءة ، فإن ذلك لا يؤثر على إزهارها ، تأثيراً عكسياً ، بل على العكس ، من ذلك ، فإنه يشجع على إزهار مثل هذه النباتات .

أما إذا عرضت ، مثل هذه النباتات ، إلى فترة إضاءة قصيرة ، أثناء فترة الإظلام ، فإنها تمتنع عن الإزهار تماماً ، وتتوقف هذه العملية .

ومن هذه النتائج ، يستخلص أن فترة الإظلام ، خاصة فى نباتات قصيرة النهار، هى الفترة الحرجة المحددة ، والمؤثرة ، على الإزهار . وأن أى قطع ضوئى خلال مرحلة الإظلام ، بإستعمال أى نوع من أنواع الإضاءة ، فإن ذلك يمنع الإزهار . ومن هنا عدلت التعاريف ، أو الإصطلاحات ، المميزة لنباتات قصيرة ، وطويلة النهار ، على النحو الآتى :

١ – نباتات النهار القصير **1- Short – day plants**

وجد أن الاصطلاح الأفضل ، هو أن يطلق عليها نباتات الليل الطويل Long neight plants ، وهى مجموعة النباتات التى تحتاج لفترة حرجة ، غير متقطعة ، من الإظلام . وتعتبر هذه الفترة ، من الإظلام ، حد أدنى ، لا يمكن تقصيرها عن ذلك.

٢ – نباتات النهار الطويل **2- Long – day plants**

وهى النباتات التى يطلق عليها ، بمعنى أصح ، نباتات الليل القصير Short – night plant ، وهى مجموعة النباتات التى تحتاج لفترة إضاءة طويلة ، وفترة إظلام قصيرة ، بحد أعلى ؛ أى أنه بزيادة هذه الفترة من الإظلام ، لهذه المجموعة من النباتات ، تعيق عملية إزهارها .

ووجد أن تعريض النباتات للضوء الأحمر ، بطول موجة 660 um ، ولو لفترة قصيرة جداً ، أثناء فترة الإظلام (فى نباتات قصيرة النهار) يكون له تأثيراً أكبر فى إعاقة الإزهار .

أما إذا عُرضّ ، نفس النبات ، فى نفس فترة الإظلام ، للضوء الأحمر البعيد Far red ، بطول موجة 730 um ، فإن ذلك يشجع عملية الإزهار . بل وقد وجد ، نتيجة هذه الأبحاث ، أنه بمعاملة مثل هذه النباتات بالضوء الأحمر ، أثناء الليل ، ثم معاملتها ، مباشرة ، بالضوء الأحمر البعيد ، فإن ذلك يلغى التأثير المعيق للضوء الأحمر نفسه .

وإستخلص من ذلك ، أنه إما أن يكون هناك صبغتين ، مستقلتين ، مستقبلتين للإضاءة ، مختلفين بعضهم عن البعض ، وإما أن يكون هناك صبغة واحدة ، ذات

شكلين

أو نمطين (نموذجين) مختلفين كيميائياً ، ويتوقف وجود هذه الصبغة ، فى أى من صورتيها ، على نوع الضوء ، الذى يتعرض له النبات . ولم يتمكن Herndricks and Borthwick ، من عزل هذه الصبغة ، رغم تميز أبحاثهما ، بالتسلسل المنطقى والسليم ، عند إجرائهما التجارب ، **ويتضح ذلك مما يلى :**

١- تم إختيار نبات قصير النهار (الكريزانثوم) ، وآخر طويل النهار (السبانخ) ، ووجدا أن النبات قصير النهار ، يحتاج إلى 9 ساعات ظلام ، متصلة ، حتى يمكنه الإزهار .

٢- عند تعريض كلا النباتين ، للضوء المرئى ، بطول موجة ينحصر بين 400 – 700 nm لمدة 15 ساعة ، وللظلام لمدة 9 ساعات . وجدا أن كلا النباتين أزهرا بدرجة جيدة ، حسب الشكل التخطيطى الآتى :



٣- عند قطع فترة الإضاءة ، بفترة ظلام ، وجد أن النبات ، قصير النهار ، زاد إزهاره (أى أزهر بدرجة أفضل) فى حين ضعف إزهار النبات طويل النهار، بدرجة شديدة ، كما يوضحه الشكل التخطيطى :



٤- على العكس من ذلك ، فعند تعريض فترة الإظلام ، لفترة إضاءة ، وجد أن النبات قصير النهار ، لم يزهر ، إطلاقاً ، فى حين كان النبات طويل النهار مزهراً بدرجة أفضل ، حسب :



ومعنى ذلك ، أن النباتات قصيرة النهار ، تحتاج إلى 9 ساعات ظلام متصلة ، وهى فترة حرجة . بدليل ، أن أى قطع للظلام ، فإن النبات قصير النهار ، لا يزهر ، على الإطلاق .

أو بمعنى آخر ، إن فترة الظلام ، 9 ساعات ، تعتبر لازمة كحد أدنى ، لإزهار تلك النباتات . بدليل زيادة كفاءة إزهار النباتات قصيرة النهار ، بزيادة فترة الظلام عن 9 ساعات .

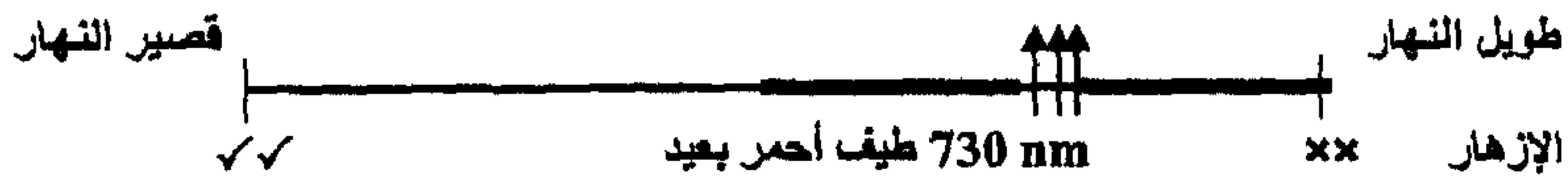


وعلى العكس من ذلك فإن النباتات طويلة النهار ، إذا ازدادت فترة الإظلام ، بالنسبة لها ، لا تزهر . أى أن إحتياجها للضوء بحد أدنى 15 ساعة ، وبحد أقصى 9 ساعات ظلام . وعلى ذلك ، فإنه لابد وأن تكون فترة الظلام متصلة ، وليست متقطعة.

وفى سلسلة تجاربهما لمعرفة " نوع الضوء الذى يمنع الإزهار ، فى تلك النباتات " وجد أن الضوء الأحمر 660 nm ، هو أشد أنواع الضوء منعاً للإزهار ، فى النباتات قصيرة النهار ، وأقلها بالنسبة للنباتات طويلة النهار ، كما يوضح ذلك الشكل التخطيطى الآتى :



وقد لوحظ عند إستعمال الأطياف المختلفة ، فى فترة الإظلام الحرجة ، أنه عند إستخدام الطيف الأحمر البعيد 730 nm ، وجد أن النباتات ، قصيرة النهار ، إزدادت كفاءتها فى الإزهار بدرجة واضحة جداً ، حسب الشكل :



ومعنى ذلك ، أن طول الطيف الأحمر البعيد 730 nm ، يؤدى نفس عمل الظلام ، بل ويعطى كفاءة زهرية ، مشابهة لما تؤديه 12 ساعة ظلام .

ولمعرفة مدى الغاء تأثير طول موجة الأشعة الحمراء البعيدة 730 um ، للتأثير الضار ، الناتج عن إعاقة الإزهار ، لطول الموجه الحمراء 660 um ، وذلك بقطع فترة الإظلام ، بطول الموجتين الضوئيتين معاً . وجدا أن النباتات ، قصيرة النهار ، قد ازهرت بدرجة أفضل فعلاً ، فى حين أزهر النبات ، طويل النهار ، بضعف شديد .



ويمكن تلخيص استنتاجات نتائج تجارب Hendricks and Borthwick فى النقاط الآتية:

١- أن هناك صبغتين مستقبلتين للضوء ، أحدهما مستقبلة للطيف 730 um ، والأخرى مستقبلة للطيف عند 660 um ، أو أن هناك صبغة واحدة ، بصورتين ، متباينتين .

٢- أن فترة الإظلام هى الفترة الحرجة ، الأساسية ، التى تؤثر على إزهار النباتات ، وليست فترة الإضاءة ، سواء للنباتات قصيرة ، أو طويلة ، النهار . ويجب أن تكون هذه الفترة من الإظلام متصلة ، أى مستمرة ، غير متقطعة ، وأن زيادة طول هذه الفترة ، سيزيد من كفاءة تزهير النباتات قصيرة النهار ، ويمنع النباتات طويلة النهار من الإزهار ، أو يحد من ذلك .

٣- فى النباتات قصيرة النهار ، تعتبر فترة الإظلام الحرجة ، بحد أدنى ؛ أى لا يمكن ، ولا تجوز ، أن تقل عنها . وتعتبر نفس الفترة بحد أعلى ، بالنسبة للنباتات طويلة النهار ؛ أى لا يجوز ألا يزيد عنها ، وبهذا يمكن ، عملياً ، التفرقة بين أى نبات طويل النهار ، وآخر قصير النهار .

ومن ناحية أخرى ، فقد وجدا أن تقليل فترة الإظلام حتى 5 ساعات فقط ، أدى إلى عدم إزهار النباتات قصيرة النهار ، بينما تزداد كفاءة الإزهار فى النباتات طويلة النهار .



٤- أن أكثر الأطياف الضوئية كفاءة ، في إبطال مفعول فترة الإظلام ، هو الضوء الأحمر بطول موجة 660 mu . وأنه يكفي عدة دقائق ، من الضوء الأحمر ، لكي يبطل مفعول فترة الإظلام .

٥- أنه باستعمال الضوء الأحمر البعيد ، منفرداً ، يمكن أن يزيد من كفاءة الإزهار ، بل ويمكن تقصير الفترة اللازمة من الإظلام من 2 – 3 ساعات . وأن استعمال الضوء الأحمر البعيد ، بعد معاملة النبات بالضوء الأحمر مباشرة ، فإن ذلك من شأنه أن يلغى التأثير الناتج ، من الضوء الأحمر .

٦- قد ثبت أن الورقة النباتية البالغة ، وليس البرعم ، هى العامل الأساسى ، لإستقبال الضوء ، شريطة أن يكون برعماً نشطاً .

٧- لم يمكن معرفة عما إذا كان هناك صبغة واحدة ، ذات صورتين كيمائيتين ، أم صبغتين منفصلتين ، كل منهما له تركيبه الكيماوى المحدد ، فلم يمكن عزل أى من الصبغات المسئولة عن إستقبال هذه الأطياف .

ولو أن هناك أراء تعتبرها بعض من جزيئات الكلوروفيل نفسه ، وذلك لإمتصاصه الضوء عند نفس الأطياف الضوئية .

هذا . . وقد حاول Bonner 1950 وضع تصور لما يحدث للصبغة المقترحة ، أو الصبغات ، المستقبلة للضوء ، خلال دورة دافعة للإزهار وذلك على النحو الآتي :

اليوم الأول Induction (Ind.)		اليوم الثانى Induced (Ind.)	
1st high light Ind. period	Dark period (critical) محددة ومتصلة وهى فترة حرجة	2nd high light Ind. period	Second dark period وهى فترة غير حرجة
1. P.S↑ تخليق ضوئى مرتفع 2.IAA ↑ الأوكسينات مرتفعة	1. PFr ⟶ Pr 2. IAA ↓	1. P.S ↑ 2. Stabilization for hormone	1- IAA . 2. hormone Translocation برعم نشط حيوي

وخضري يتحول إلى : ↓ برعم زهرى وتكون الصبغة المستقبلة للضوء الأحمر البعيد مرة أخرى 730 nm		3.hormone synthesis حيث يتكون هرمون الإزهار المقترح وتتحرك الصبغة المستقبلية للضوء الأحمر البعيد 730 إلى صبغة مستقبلة للضوء الأحمر 660 nm	3. Pr → PFr حيث يفترض أن تتكسر الصبغة المستقبلة للضوء الأحمر 660 nm وتتحول إلى صبغة مستقبلة للضوء الأحمر البعيد 730 nm .

فقد أوضح Bonner فى تصوره هذا – المبين بالجدول عاليه – أن النباتات فى اليوم الأول ، خلال الدورة الدافعة للإزهار ، يلزم لها فترة إضاءة شديدة ، يتم فيها زيادة معدل عملية التخليق الضوئى ، وارتفاع نسبة الأوكسينات بها ، ثم تتحول الصبغة المستقبلة للضوء الأحمر 660nm ، إلى صبغة مستقبلة للضوء الأحمر البعيد، 730nm ، ثم يلزم لتلك النباتات تعريضها لفترة إظلام ، محددة ، ومتصلة ، وهى ضرورية لإنتاج هرمون الإزهار المقترح . حيث لاحظ إنخفاض الأوكسينات (IAA)، وتحول الصبغة المستقبلة للضوء الأحمر البعيد إلى صبغة أخرى ، مستقبلة للضوء الأحمر . و فى اليوم التالى ، تعتبر فترة الإظلام ، غير حساسة ، أو غير حرجة ، يتم فيها إستقبال الهرمونات المسئولة عن الإزهار ، ونقلها إلى البرعم الخضرى النشط ، لتحويله إلى برعم زهرى . وتستكمل بذلك الدورة الدافعة للإزهار .

ويرى Bonner ، أن الصبغة المسئولة عن إستقبال الضوء ، هى صبغة واحدة ، فقط ، حيث لاحظ تكوينها من جديد .

وفى عام 1959 ، تمكن الفريق البحثى المكون من Butler (كيمياء فيزيائية) و Nooris (مهندس ميكانيكى) و Sigelman (فسيولوجيا نبات) و Hendricks (كيمياء حيوية) بوزارة الزراعة الأمريكية ، من عزل ، وتعريف ، هذه الصبغة ، لأول مرة ، وتحديد أنواعها .

وإعتمدت الفكرة الأساسية ، فى هذا البحث الجامع ، على محاولة تصنيع جهاز لقياس طيف الإمتصاص ، وهو جهاز تفاضلى ذو موجتين Spectrophotometer DP يتميز بالدقة الفائقة ، وهو حساس للغاية ، ذو أطياف ، يمكن تحديدها ، بالضبط Differential two waves ، بحيث يمكن به الكشف ، الدقيق ، عن نوع المركبات الداخلة فى تكوين مادة معينة ، وتحديد درجة تركيزها ، من خلال معرفة ، الكثافة الضوئية للمادة المختبرة ، و بمعلومية العلاقة :

Concentration = O . D x E.C

حيث :

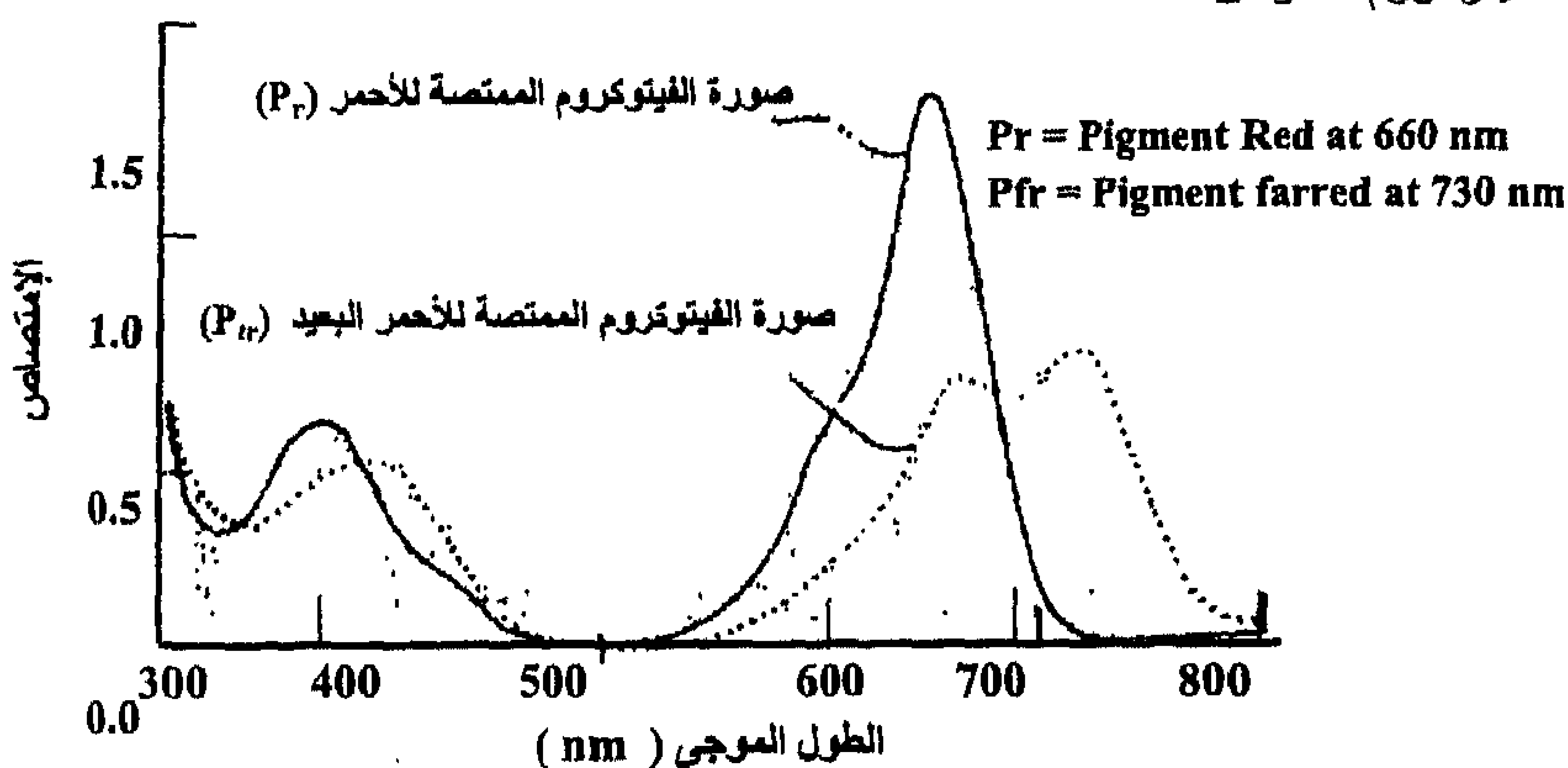
الكثافة الضوئية الممتصة O.D = optical density و E.C = Extention coefficient

وأن $O.D_1$ x conc.1 = $O.D_2$ x conc.2 ، وحيث أن لكل مادة درجة إمتصاص معينة ، لا يشاركها فى ذلك غيرها ، مثلها فى ذلك ، مثل باقى الصفات الطبيعية الأخرى . وبذلك يمكن فصل المواد وتعريفها ، من خلال إمتصاصها لطول طيف معلوم ومحدد .

ورغم أن الفريق البحثى لم يحالفه الحظ ، فى البداية ، لفصل ، وتعريف ، الصبغة ، رغم نجاحهم فى تصنيع الجهاز المطلوب ، إلا أنهم إستفادوا بأخطائهم ، فى التجارب الأولى ، وتداركوها فى التجارب المتأخرة ، حتى تمكنوا من تحقيق هدفهم . ففى التجارب الأولى ، للفريق البحثى ، ثم تنمية نباتات الذرة ، ثم إستخلاصها ، بإستعمال الكحول ، وحاولوا عزل جميع الصبغات ، التى تمتص الطيف الأحمر ، والأحمر البعيد ، ووجدوا أن كفاءة الكلوروفيل ، أكبر من أى صبغة أخرى ، فى إمتصاص تلك الأطياف ، ولم يتمكنوا من عزل أى صبغة .

فإتجه التفكير بهم إما إلى إستخلاص الكلوروفيل ، بإحدى الطرق الكيماوية ، التى كانت معروفة لفصله فى ذلك الوقت ، أو تنمية النباتات ، فى الظلام ، للتخلص ، طبيعياً ، من الكلوروفيل ، والحصول على نباتات شاحبة ضوئياً Etiolated . وإقتنعوا جميعاً بأن الطريقة الأخيرة ، أفضل من الأولى ، حيث أن عملية إستخلاص الكلوروفيل ، بالطرق الكيماوية ، تؤدى إلى التخلص من باقى الصبغات الأخرى المصاحبة ، ذات درجات إمتصاص الطيف الأحمر ، والأحمر البعيد .

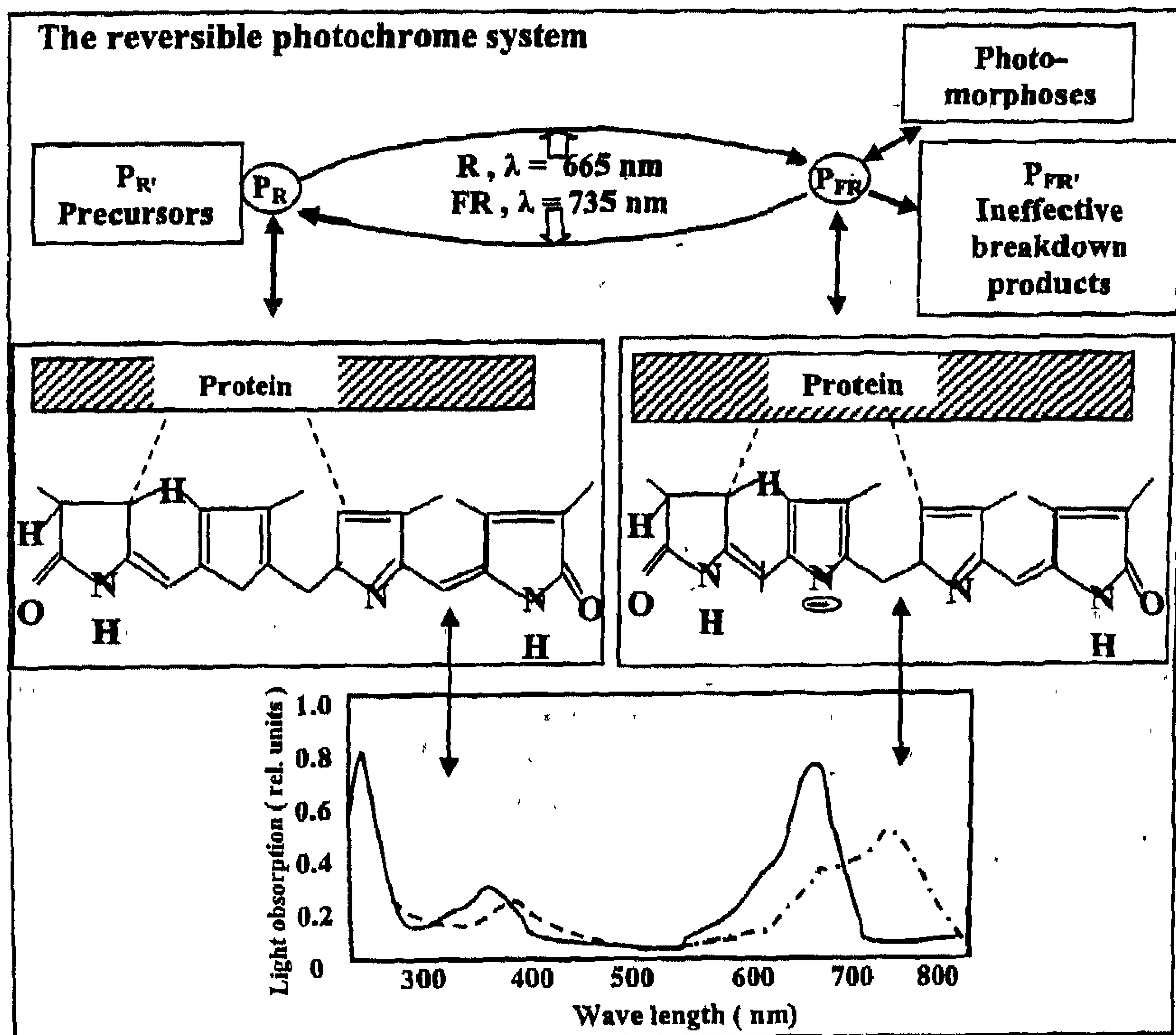
ولذلك ، نُميت حبوب الذرة ، في الظلام ، لمدة 7 أيام ، وأمكن فعلاً ، عزل الصبغة من خلال المستخلص النباتي . وبدراسة خواص الصبغة الضوئية ، وجد أن هذه الصبغة تختفي عند تعريضها للضوء . ولا يوجد ما يمتص الطيف عند طول موجة 660 um ، ويظهر بدلاً عنها صبغة أخرى ، يزداد إمتصاصها عند الطيف الضوئي بطول 730 mu . وعند تعريض الأخيرة للضوء بطول موجات 730 um ، إختفت أيضاً ، وتحولت للحالة الأولى . وعلى ذلك ، أطلقوا على هذه الصبغات مجموعة نظام صبغات الفيتوكروم Phytochrome system Pigments والمعنى اللفظي لها ، أنها الصبغات البروتينية النباتية . وقد تأكدت النتائج بإعادة التجارب مع الشوفان . ويوضح الشكل التالي الإمتصاص الطيفي لمحلول نقي من نظام صبغات فيتوكروم الشوفان .



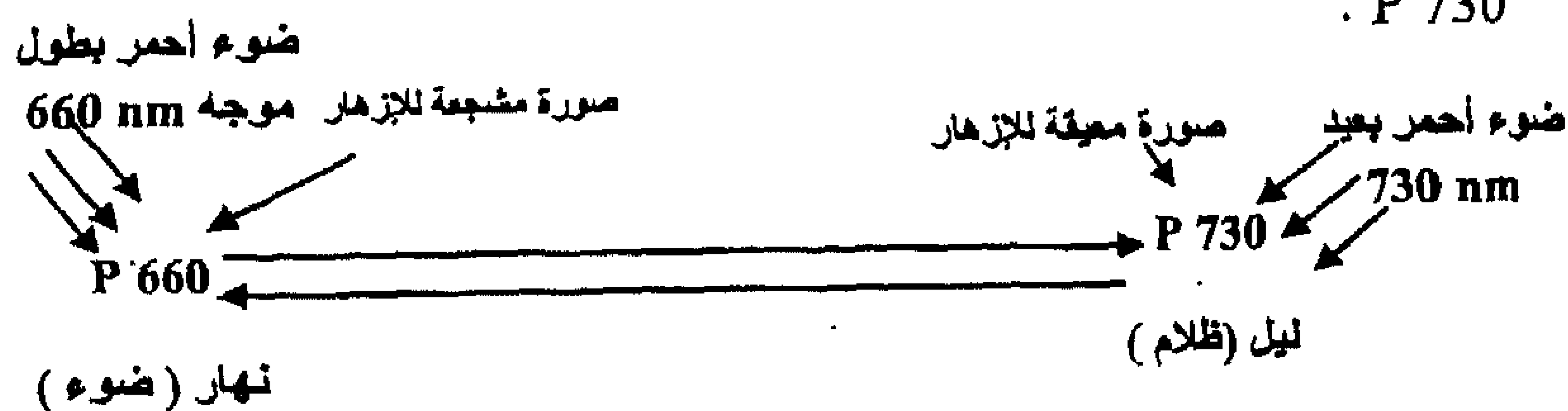
شكل تخطيطي ، يوضح الإمتصاص الطيفي لمحلول نقي من نظام صبغات فيتوكروم الشوفان

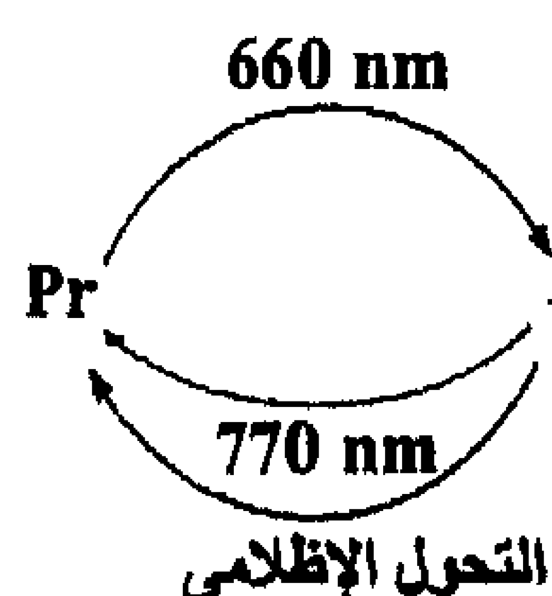
وقد خلص هذا الفريق البحثي ، إلى أن الصبغة (صبغة الفيتوكروم) ما هي إلا صبغة واحدة ، ذات شقين ، أو صورتين ، **الشق الأول** : يمتص عند طول موجي 660 ملليكرون (P660) ، **والثاني** عند 730ملليكرون (P730) ، وقد وجد في المعمل *In vitro* ، أن الصبغة P 660 تتحول إلى P 730 ، بتعريضها للضوء الأحمر ، عند nm 660 ، أي في ظروف نهار أو في ضوء مباشر ، والأخيرة تتحول إلى الأولى ، بتعريضها للضوء الأحمر البعيد ، ذي طول الموجة nm 730 أي في ليل أو ظلام .

ويوضح الشكل التالى النظام العكسى لصبغة الفيتوكروم والإمتصاص الطيفى لصورتيهما .



ويعنى ذلك ، أنه فى الوقت الواحد ، يوجد ، أساساً ، نوع واحد ، من الصبغات المسئولة عن الإزهار ، وصورتها تتوقف على ظروف الوسط ، وهى ذات عمر قصير، للغاية فى الحالتين ، التى توجد بها الصبغة ، من ضوء أو ظلام ، وأمكن للفريق البحثى ، فعلاً ، من عزل الصورة المشجعة للإزهار P 660 ، فى الظلام ، وبتعريضها للضوء الأحمر البعيد 730 nm تحولت إلى الصورة المعيقة للأزهار P 730 .





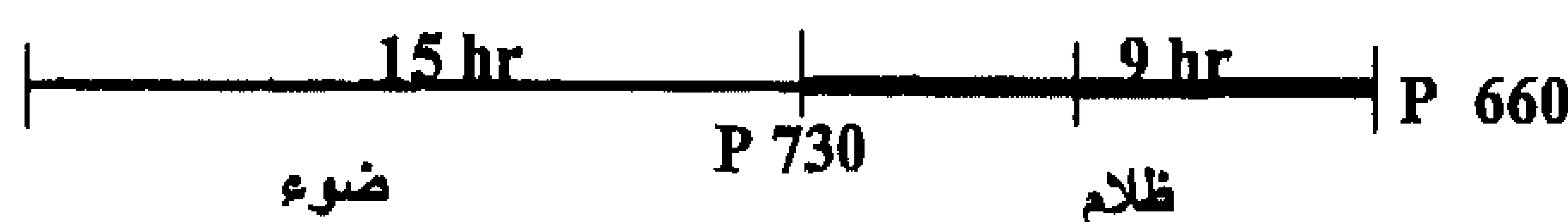
ويعنى ذلك أيضاً ، أنه فى نهاية الفترة الضوئية ، من دورة الإزهار ، فإن الصبغة الموجودة تكون على الصورة P 730 ، والتى يعمل الظلام على إلغائها ، أو التغلب عليها لتحويلها إلى الصورة P 660 المشجعة للإزهار ، والتحول الظلامى هذا ، يعنى أن الظلام ضرورى ، للتغلب على الصورة المثبطة للإزهار P 730 ، والدليل على ذلك ما يلى :

١- عند إستعمال أى ضوء أحمر ، ذى طول موجة 660 nm ، فى الوسط ، فإنه يعيق الإزهار ، وذلك لتحويل الصبغة P 660 المتكونة ، بتأثير الظلام، إلى الصورة المعيقة للإزهار P 730 مرة أخرى .

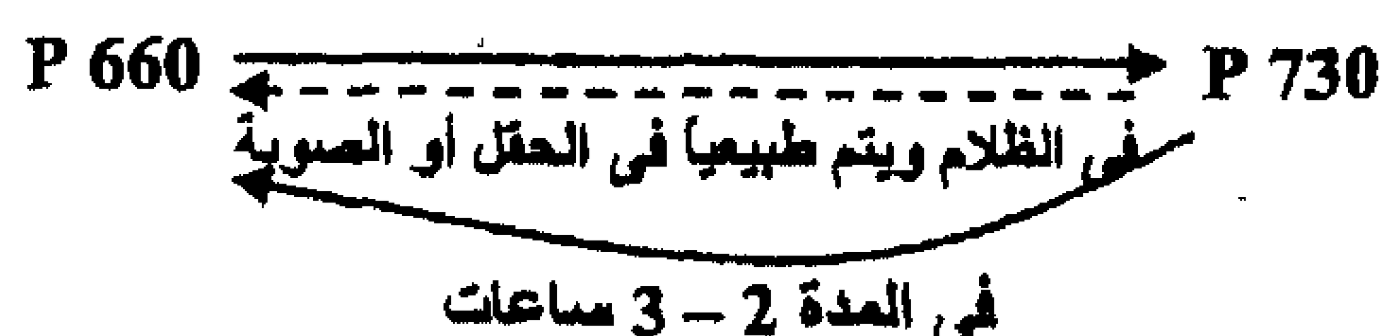
٢- عند إستعمال أى ضوء أحمر بعيد ، ذى طول موجة 730 nm ، فإنه يؤدى إلى زيادة كفاءة التزهير بها ، كما يمكن الإستغناء عن 2 – 3 ساعات ، من فترة الإظلام ، الحرجة ، حيث تتحول الصبغة ، مباشرة ، إلى الصورة المشجعة للإزهار ؛ P 660 .

٣- يتناقص مستوى الفيتوكروم ، الكلى ، فى النبات ، عند وضعه ، تحت ظروف ضوء أحمر مستمر ، وذلك بصفة مستمرة ، ويصل إلى أقل من كمية حرجة ، وتتحرك نحو تخليق جديد ، يؤدى إلى زيادة فى الفيتوكروم ، فى الصورة المشجعة للإزهار p660 . والنتيجة ، هى الإتزان الديناميكى، بين تخليق ، وهدم ، صبغة الفيتوكروم .

وعلى ذلك ، فإنه فى نباتات النهار القصير ، تكون الصبغة ، كلها ، فى نهاية النهار ، موجودة على صورة P 730 ، أى أن الصبغة التى تستجيب للإضاءة 730، وهى معيقة للإزهار ، وتحتاج إلى 9 ساعات إظلام ، حتى تتلاشى ، وتتحول إلى صبغة P 660 طبيعياً ، وهى الصورة المشجعة للإزهار ، حسب الشكل التخطيطى الآتى :



ويمكن أن يتم ذلك صناعياً ، بإستعمال الضوء ذى طول الموجه 730 ، مع أو فى بداية فترة الإظلام . حيث أدى إستعماله إلى تحويل الصبغة إلى الصورة P 660 مباشرة . وبذلك أمكن توفير 2 -3 ساعات إظلام ، وأمكن للنبات أن يزهر ، عند تعريضه من 6 - 7 ساعات إظلام فقط . ويمكن تصوير ذلك بالرسم التخطيطى .



وعلى ذلك أيضا ، فإنه لابد وأن هناك خطوات أخرى ، تلى ذلك ، تحتاج إلى 6 ساعات إظلام ، لأن إستعمال الضوء 730 أدى إلى توفير 2 – 3 ساعات فقط .

ومعنى ذلك ، أن فترة الإظلام ضرورية ، فى المرحلة الأولى ، لتحويل الصبغة ، من الصورة المعيقة إلى الصورة المشجعة للإزهار . وفى المرتبة الثانية ، ضرورية لمجموعة تفاعلات أخرى ، غير معروفة ، حتى الآن ، بدايتها ، تحويل الصبغة . وهذه التفاعلات تتوقف على وجود الصورة المشجعة للإزهار P 660 ، وقد يكون التفاعل تفاعل هرمونى ، أو حيوى ، يمر بعدة مركبات وسيطة ، بين الصورة Pr ، والصورة Pfr ، وهى قصيرة العمر ، سريعة الزوال .

9 ساعات إظلام ⟋ 3 ساعات ضرورية لتحويل الصبغة من الصورة P730 إلى الصورة P660

6 ساعات ضرورية لتفاعلات غير معروفة ، على وجه التحديد ، مترتبة على وجود الصبغة .

ومما سبق يتبين ما يلى : -

١- أمكن عزل الصبغة المسئولة عن الإزهار ، وسميت بصبغة الفيتوكروم Photocrome Pigment ، وهى صبغة واحدة ، ذات صورتين ، أحدهما : تستجيب للضوء الأحمر ، والأخرى تستجيب للضوء الأحمر البعيد .

وبتعريض الصبغة ، التى تستجيب للضوء الأحمر 660 ، إلى ضوء أحمر بعيد؛ بطول موجة 730 nm ، تتحول مباشرة إلى الصورة الأخرى ، من الصبغة ، وهى

P 730 ، والعكس صحيح وأن سرعة تحويل الصبغة P 660 ، إلى الصورة P 730 أكبر من العكس .

٢- عند إنبات حبوب الأذرة ، فى الظلام ، أمكن عزل الصبغة النباتية ، واستخلاصها من البادرات الناتجة الشاحبة ظلامياً ، ووجدت أنها كلها فى الصورة المشجعة للإزهار P 660 ، وعند تعريضها لطيف ضوئى بطول 660 nm إختفت تماماً ، وظهرت كلها فى صورة مثبطة للإزهار P 730 ، وعرف من ذلك الآتى :

أ- فى نهاية الفترة الضوئية ، تكون الصبغة كلها فى صورة P 730 المثبطة للإزهار ، ثم تتحول هذه الصورة من الصبغة تدريجياً ، أثناء فترة الظلام ، إلى الصورة الأخرى ، المشجعة للإزهار ، وهى P 660 .

ب- أن الفترة التى يتم فيها هذا التحول ، فى بداية الظلام ، تتراوح بين 2 – 3 ساعات . وعرف ذلك ، بسبب ما لوحظ من تقصير فترة الظلام اللازمة ، بمعدل 2 – 3 ساعات ، عند إستعمال الضوء الأحمر البعيد ، أثناء فترة الظلام .

جـ- أن عملية تحويل الصورة P 730 إلى الصورة P 660 من صبغة الفيتوكروم تتم طبيعياً بالنبات ، أثناء فترة الظلام ، وهى عملية حيوية ، إنزيمية ، متأثرة بالحرارة ، وتتم فى فترة زمنية قدرها ٢ – ٣ ساعات .

د- يلزم ستة ساعات اخرى من فترة الإظلام الحرجة (٩ ساعات) لتفاعلات كيموحيوية بالبرغم يكون مؤداها تحويله إلى برعم زهرى .

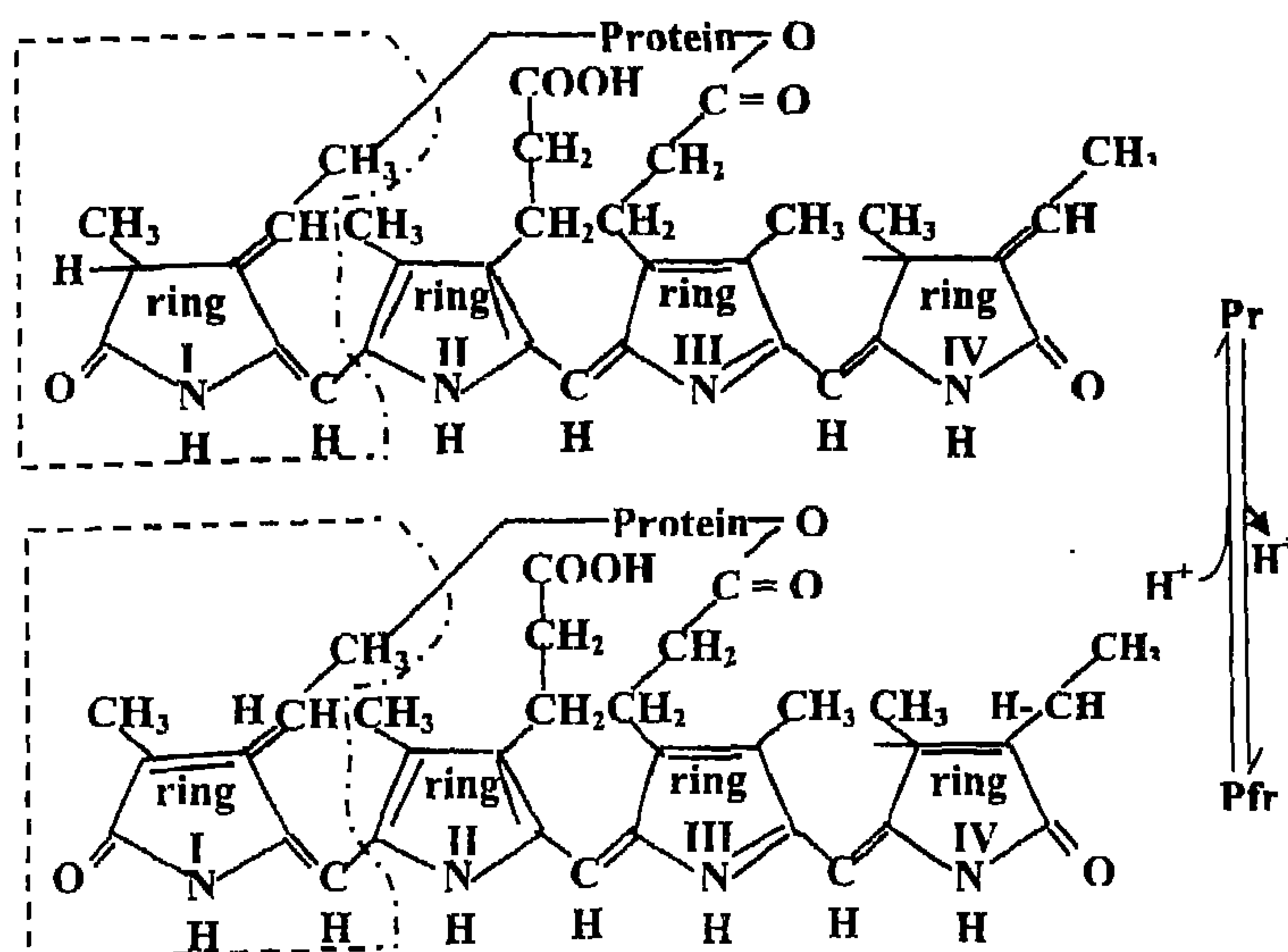
هـ- أن المركبات المعيقة للتنفس ، هى نفسها معيقة ، أيضا ، لهذه العملية ؛ أى عملية تحويل الصبغة من صورة إلى أخرى ، مثل مركبات (DNP) Dinitro Phenol ، كما وجد أن مركبات الكوبلت توقف تماماً هذه العملية .

و- أن معدّل كفاءة تحويل الصبغة من الصورة المشجعة P600 ، إلى الصورة المثبطة P730 للإزهار ، غير ثابتة ، وتتم فى وجود الضوء بدرجة أكبر من العكس ، ويبدو أن ذلك هو السبب فى ظهور معدل أكبر للصورة المثبطة

للإزهار P730 ، تحت الظروف الطبيعية ، للتأقت الضوئى . وتتعرض الصورة P730 للفيتوكروم ، إلى عملية التحلل . ويبدو أن الإصطلاح قد إستخدم هنا للتعبير عن فترة فقد التحول الضوئى فقط ، ولا يرجع إلى تحلل إتلافى حقيقى . ومع ذلك ، لا يمكن إكتشاف الصبغة لنقص تركيزها الكلى .

ز- أن الصبغة صفراء مخضرة ، مشربة ، أحياناً ، بلون أزرق ، ذات طبيعة بروتينية ، تزيد من فاعليتها الحرارة ، حتى 35 م° ، وأن تركيزها ، فى النبات ، يصل إلى $5 \times 10^{-8} - 10^{-7}$ مولار M ، وأن وزنها الجزيئى يتراوح بين 90.000 : 150.000 جرام / مول . وأن هذه الصبغة توجد فى جميع الأجزاء النباتية ، وليس فى الورقة ، وأنها ، أيضا ، مسئولة عن عمليات فسيولوجية أخرى ، كثيرة ، بالإضافة للإزهار ، مثل ، تلوين الثمار ، السكون فى البراعم ، الإنبات ، تكوين الجذور ، فى بعض الأحيان ، والانتحاء الضوئى .

ويوضح الشكل التالى التركيب البنائى المقترح لصبغة الفيتوكروم :



التركيب المقترح لمجموعة صبغة الفيتوكروم

أهمية البرعم النشط Importance of active bud

من الملاحظ ، فى أغلب الأحيان ، تحول بعض البراعم الخضرية إلى براعم زهرية ، فى حين لا تتحول براعم أخرى ، على نفس النبات ، أو على نفس الفرع . بل قد لوحظ أنه قد يتعرض النبات لفترة الضوء الملائمة له ، وينتج الهرمون (يعرف عن طريق التطعيم مثلاً) ، ورغم ذلك لا يتأثر البرعم نفسه ؛ أى لا يكون مستعداً للتحول إلى برعم زهرى . ومن ذلك ، نشأت القاعدة العامة " وهى أن البرعم الساكن ، أو الخامل ، الذى لا يستطيع أن يعطى نمواً خضرياً ، لا يستطيع ، أيضا ، أن يعطى نمواً زهرياً " .

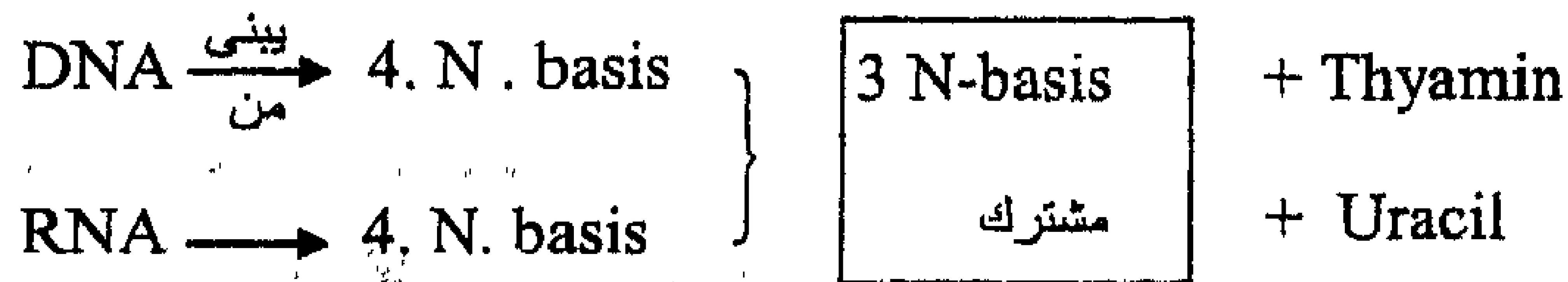
وبدراسة نشاط البرعم ، قبل ، وأثناء ، الإزهار . لوحظت تغيرات فسيولوجية ، أساسية ، فى نسيج هذه البراعم ، وهى التى تمكّنها من التحول إلى الحالة الزهرية ، ويغيب هذا النشاط ، الفسيولوجى ، من البراعم التى لا تستطيع إعطاء النموات الزهرية . ومن هذه الإختلافات ، أن البراعم النشطة يزيد بها نسبة الحمض النووى الريبوزى RNA ، بدرجة كبيرة ، وتنخفض بها نسبة الهستونات وهى مركبات بروتينية قاعدية مغلفة لبعض المواقع ، على جزيئات الحمض النووى الدى أوكسى ريبوزى DNA . وبزيادتها ، أى تتكشف مواقع جديدة للحمض النووى الدى أوكسى ريبوزى DNA . وتبنى أنواع خاصة ، ومحددة ، فقط ، من الأحماض النووية الريبوزية والبروتينات ، بتوجيه من جزيئات الحمض النووى الدى أوكسى DNA ، وهى تعتبر ، فى هذه الحالة ، نشطة جزيئاً .

وفى بداية نشاط البرعم ، قبل إستقباله للهرمون ، تقل نسبة الهستونات ، كما أشرنا ، وتتكشف مواقع جديدة ، على جزيئات الحمض النووى DNA ، وهى تبدو لازمة لتحول البرعم الخضرى ، إلى برعم زهرى .

ومعنى ذلك ، أنه عند بداية نشاط البرعم ، تزداد النسبة بين الحمض النووى الريبوزى RNA والهستونات ، زيادة واضحة ، وأن الزيادة فى تلك النسبة ، لوحظ أنها تتم ، ولابد لها أن تتم ، أثناء فترة الإظلام ، اللازمة ، أيضاً ، لإنتاج الهرمون . وبذلك ، يتم الدفع للإزهار ، فى مكانين ، أو جزئين ، منفصلين ، متباعدين ، هما

البرعم ، والورقة . فالدفع للإزهار ، فى الورقة ، يكون نتيجة إنتاج الهرمون ، كما يحدث دفع للإزهار فى البرعم ، كنتيجة لزيادة نسبة RNA إلى الهستونات .

وللتأكد من هذه الظاهرة ، قام عديد من الباحثين ، منهم Zeevaret and Salisburry ، بإجراء بعض التجارب ، التى أثبتت أنه أثناء فترة الإظلام ، المؤثرة على الورقة ، يتم ، أيضاً ، عمليات مؤثرة على البرعم . والأساس فى التجربة ، هو أن قاعدة اليوراسيل Uracil ، النتروجينية ، هى أحد القواعد النيتروجينية الأربعة التى يُبنى منها جزئ الحمض النووى الريبوزى RNA ، بعكس الحمض النووى الدى أوكسى DNA ، فالقاعدة المميزة لبناؤه هى قاعدة الثيامين Thyamin . كما يوضحه الشكل التخطيطى :



بل أن وجود قاعدة اليوراسيل ، قاعدة ينفرد بها الحمض RNA ، دون DNA . وبناء على ذلك ، فإن أى تقليل فى كمية اليوراسيل ، سواء عن طريق عدم بناؤها ، أساساً ، أو عن طريق إبطال مفعولها ، فإن ذلك سيؤدى إلى تقليل تكوين الحمض RNA النشط ، بالخلية ، وبالتالى سيقل ، بل وقد يمنع ، بناء بعض أنواع من البروتينات ، أو كلها ، على حسب درجة الإعاقة .

وبناء على هذا الأساس ، فقد أجريت عدة تجارب ، يمكن تلخيص أهم نتائجها فى النقاط الآتية :

١- عوملت عدة نباتات ، عن طريق غمس الأوراق ، فى محلول من مادة 5- Floro – Uracil (5FU) أثناء فترة الضوء ، فلم تعطى هذه المعاملة أى تاثير على الإزهار . وبإعادة التجربة بعد المعاملة ، أثناء فترة الإظلام اللازمة للإزهار ، وجد أن المعاملة أدت إلى منع الإزهار بنسبة ضئيلة ، ولوحظ أن أغلب الكمية المستعملة ، من هذه المادة ، إنتقلت كلياً إلى البرعم .

٢- عند معاملة البراعم ، أثناء فترة الإضاءة ، لوحظ عدم وجود أى تأثير للمعاملة ، بينما المعاملة أثناء فترة الظلام ، أدت إلى منع الإزهار منعاً كاملاً

. وظهرت ، بناء على ذلك ، Intingral processes in buds ، أى أن هناك عمليات كيموحيوية مكمّلة ، يجب أن تحدث للبرعم نفسه ، أو بمعنى آخر ، أن الظلام يؤثر على حالة البرعم الفسيولوجية ، وبناء البروتين ، بالإضافة لتأثيره على الورقة .

٣- ولإثبات هذه النظرية ، يجب إثبات أن العكس صحيح ، فى تلك التجارب ، بمعنى أنه بمعاملة الورقة بمادة منتجة لليوراسيل ، أو مشجعة لإنتاجه ، لابد وأن تشجع الإزهار . وهو ما تحقق ، عند معاملة النباتات بحامض الأوراتيك Oratic acid وهو المكوّن ، والمنشىء ، لقاعدة اليوراسيل (تم إحلال مجموعة COOH بدلاً من OH فى قاعدة اليوراسيل) ، زادت كمية الإزهار ، خاصة إذا عومل النبات بهذه المادة ، أثناء فترة الإظلام .

٤- وبمعاملة البراعم فى الظلام ، بمادة (5-Floro – Uracil (5FU ثم معاملة هذه النباتات ، فوراً ، بعد ذلك ، بحامض الأوراتيك Oratic acid ، أمكن إلغاء تأثير المادة المعيقة .

ومن هذا ، يتضح أن الدفع للإزهار ، فى النباتات التى تستجيب للضوء ، ليس محصوراً فقط فى الورقة ، ولكن للبرعم دور ، كبير ، فى الإزهار .

محاولات التعرف على هرمون الإزهار

قام عديد من الباحثين بمحاولات لعزل ولو مادة واحدة ، يمكن أن يطلق عليها هرمون الإزهار ، ولكنه لم يتمكن حتى الآن ، من عزل مادة واحدة نقية ، أو بصورة متبلورة ، يمكن لها أن تكون دافعة للإزهار ، فى جميع النباتات ، وإن كانت بعض التجارب قد نجحت فى عزل مستخلصات نباتية ، دفعت فعلاً للإزهار ، عند إستعمالها على نباتات من نفس النوع .

كما أجرى عديد من المحاولات ، بمعاملة بعض النباتات بمحاليل سكرية ، أو هرمونية ، وكانت أفضل النتائج ، فى هذه الأحوال ، هو زيادة نسبة الإزهار . ولكنها فشلت ، جميعا ، فى دفع نباتات للإزهار . و هناك إتجاهاً لإستعمال الجبريلينات لدفع النبات للإزهار . إلا أن الحالات التى نجح فيها إستعمال الجبريلين كان ، فقط ،

فى النباتات طويلة النهار ، أو التى تحتاج إلى فترة برودة لإزهارها . ولم يؤثر الجبريلين على الإسراع فى إزهار النباتات الأخرى . ورغم ذلك ، فإن الإعتقاد ، ومازال قائماً ، بين البحاث ، أن هرمون الإزهار ، بالنسبة للمجموعتان الأخريتان من النباتات ؛ طويلة النهار ، أو التى تحتاج إلى فترة برودة ، هو الجبريلين GA . ولو أن هذه النظرية ضعيفة ، لعدم إمكانية الجبريلينات دفع النباتات قصيرة النهار للإزهار ، فى تجارب التطعيم ، و ينتقصها الدليل القاطع .

أما فى النباتات قصيرة النهار ، فقد اقترح بعض الباحثين اصطلاحاً ، سمى بالأنثيثين Anthesin ، كهرمون إفتراضى ، خاص بالنباتات قصيرة النهار . ولو أن هذا الإقتراح ، أو هذه النظرية ، لم يقبلها كثيرون ، حيث لوحظ أن هناك عديد من التجارب التى نجح فيها التطعيم ، فى دفع النباتات ، من مجاميع مختلفة للإزهار . . وهذا يعنى أن ، الهرمون الزهرى ، يمكنه أن ينتقل من نباتات قصيرة النهار إلى طويلة النهار ، وتدفع الأخيرة للإزهار . كما نجح العكس ، أيضاً . ورغم ذلك ، لم يتم حتى الآن ، عزل ، أو إستخلاص ، أو إمكانية التعرف على مادة معينة ، يمكن أن تقع تحت هذا الإسم .

ويرى Bonner ، أن هرمون الإزهار الإفتراضى ، يمكن أن يكون مادة دهنية، تتبع الإستيرولات Steroids . فمعاملة النبات بمواد مانعة لبناء هذه الدهون ، أمكن منع الإزهار ، فى نباتات طويل النهار ، أو قصيرة النهار . ومن أمثلة هذه المواد التى إستعملها Bonner ، مواد أوكسينية ، تعرف تجارياً بإسم SKF 7997 ، وهى مواد مانعة لبناء نوع معين من الدهون. وقد فسرت هذه الظاهرة ، على أن هذه الأوكسينات تمنع ، أو تعيق ، إنتقال ما يُبنى بالورقة ، من هرمونات زهرية ، إلى البرعم .

ومن هنا ، إتفق على أن هذه الأوكسينات ، لابد وأنها تتحد كيميائياً ، مع ما يسمى بهرمون ، أو هرمونات ، الإزهار ، لتكوين مركب معقد جديد ، أو ذو حجم ، ووزن ، جزيئى ، كبير ، يصعب إنتقاله داخل أنسجة اللحاء ، أى أنها ، بالتأكيد ، مواد معيقة لعملية الدفع للإزهار .

ويرى آخرون ، أن هرمون ، أو هرمونات ، الإزهار ، غالباً ، ما تكون تابعة للفينولات ، وذلك لسهولة ، ولإمكانية ، حدوث إتحادات كيميائية ، سريعة ، بين

الأوكسينات المختلفة ، والفينولات . خاصة ، إذا روعى أن عدد ، غير قليل ، من الباحثين . قد أمكنهم عزل مركبات إتحادية بين فينولات مختلفة ، وأوكسينات ، فى عمليات فسيولوجية ، مثل عمليات الإزهار ، وعمليات الدفع لتكوين الجذور الثانوية . فمن الثابت ، أن الأوكسين ، بمفرده ، غير قادر على أداء عمله ، حتى فى أكثر التجارب الناجحة . فمن المعروف أن الأوكسينات الحامضية خاصة ، شديدة الفعالية فى إنجاح التكاثر الخضرى ، ولكن هناك أصناف من النباتات لا ينجح فيها التكاثر الخضرى ، حتى بإستعمال الأوكسين الحامضى .

ومعنى ذلك ، أن الأوكسين ، بمفرده ، لا يستطيع العمل . بل إنه يلزم وجود مواد ما ، يمكن تسميتها بعوامل مساعدة للأوكسينات Co-Factor ، لابد من توافرها، بالنسيج النباتى ، حتى ينجح الأوكسين ، فى أداء عمله . وقد ثبت أن أهم هذه المواد المساعدة للأوكسين ، هى المواد الفينولية ، ذات المجموعات العديدة من الهيدوكسيل Polyhdroxy phenols .

هذا ، وقد تم عزل مركبات إتحادية ، بين الأوكسينات والفينولات ، وعلى ذلك فمن المحتمل أن تكون المواد التى يطلق عليها هرمون الإزهار ، هى عبارة عن عدد من بعض المركبات الفينولية ، التى يختلف العدد اللازم منها ، أو نسبها ببعضها ، من نبات إلى نبات آخر .

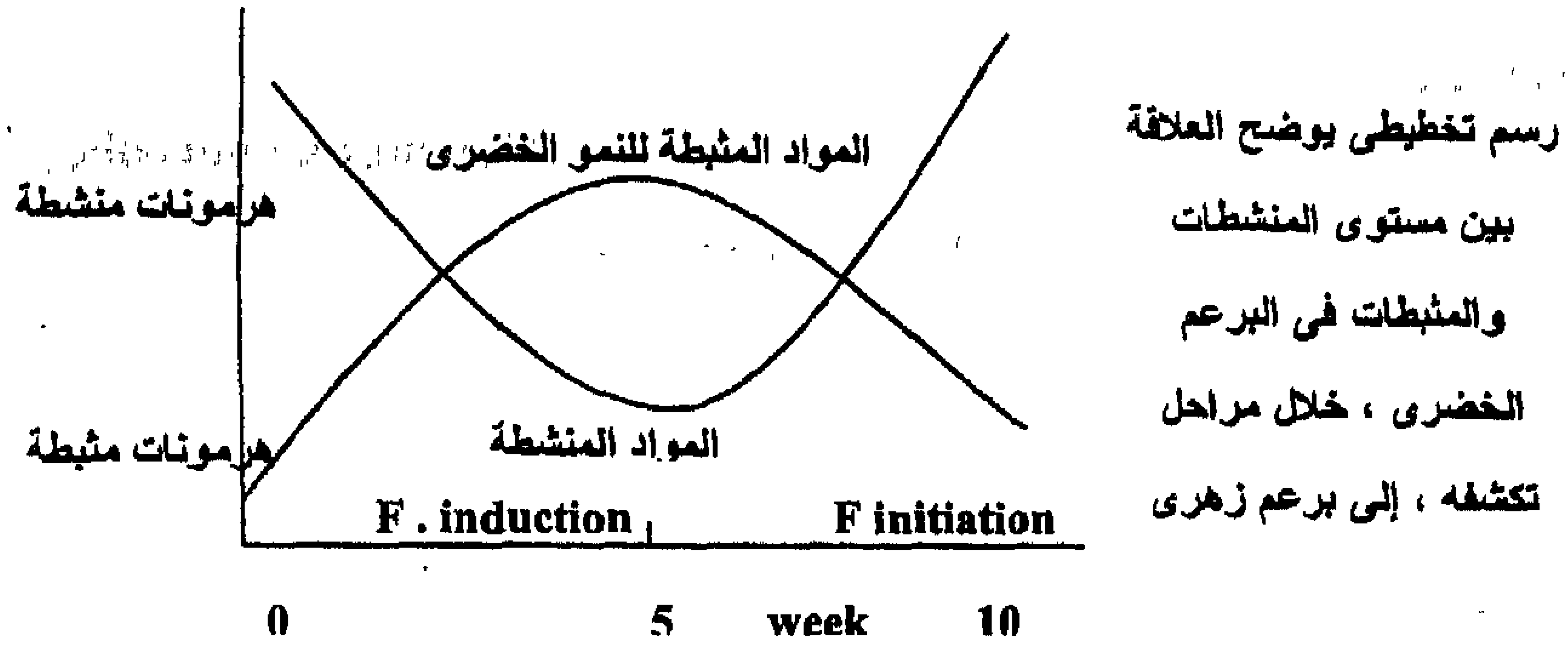
وبناء على هذا الإعتقاد ، قام العديد من الباحثين ، بدءً من العام 1967 م ، وحتى الآن ، بدراسة التغيرات الكيماوية والفسيولوجية ، الحادثة فى البرعم ، إبتداء من الحالة الخضرية ، إلى أن يصبح برعماً زهرياً ، لمحاولة التعرف على أهم التغيرات الكيماوية ، الحادثة ، فى محتويات هذا البرعم ، وقد لوحظ فى عديد من النباتات (طماطم ، فلفل ، قرع الكوسة ، الزيتون ، الكمثرى ، وغيرها) ، أنه يحدث تغيرات تشريحية فى أنسجة لبرعم وخلاياه ، وفسيولوجية فى مستويات كل من المواد المنشطة للنمو ، إجمالاً ، وخاصة المواد المنشطة الطبيعية ، الموجودة داخل النبات .

ولقد لوحظ أنه بتعريض البراعم (أيا كان نوعها) للظروف الجوية الملائمة للإزهار ، تبدأ ، فى الحال ، زيادة وتراكم مواد معيقة ، طبيعياً ، للنمو الخضرى ، كما اثبتت ذلك الإختبارات الحيوية . وظل تراكم هذه المواد فى الإزدياد ، مع تناقص

ملحوظ في مستوى المواد المنشطة ، وقد تصل هذه المرحلة إلى 4 – 5 ، أسابيع حسب نوع النبات .

ثم لوحظ إنخفاض ملحوظ ، بعد ذلك ، في المواد المثبطة للنمو ، ويظهر بدلاً من هذه المواد ، مواد أخرى هرمونية ، شديدة النشاط الحيوى . ومن المعتقد ، أن تكون الفترة الأولى هى الفترة التى يكون فيها تركيز المواد المثبطة عالياً ، وفيها تتم المرحلة التى يطلق عليها الدفع للإزهار Floral induction .

أما الزيادة التى تحدث ، بعد ذلك ، فى المواد المنشطة ، فتحدث دائما أثناء التكشف Initiation ، أو ما يسمى بمرحلة التحورات المورفولوجية ، والتشريحية، التي يمكن التعرف عليها بالعين المجردة ، أو بأجهزة التكبير ، وفى النهاية يتكون البرعم الزهرى ، ويوضح هذا التصور الشكل التخطيطى الآتى :



رسم تخطيطى يوضح العلاقة بين مستوى المنشطات والمثبطات فى البرعم الخضرى ، خلال مراحل تكشفه ، إلى برعم زهرى

الزمن بالأسبوع خلال مراحل تكشف البرعم الخضرى إلى برعم زهرى

وفى محاولة التعرف ، المبدئى ، على المجاميع التى تتبعها هذه المواد ، كيميائياً ، وجد أن هذه المواد ، غالباً ، ما تكون مواد فينولية أحادية monophenoles ، والمعروف عنها أنها مواد معيقة لإنتقال ، وتكوين ، الأوكسين ، داخل البرعم . فمن المعروف أن المواد الفينولية الأحادية ، تعمل كعامل مساعد Co – Factor ، ضرورى لنشاط إنزيمات أكسدة الأوكسين IAA oxidase ، وهى تساعد على تحفيز هدم ، وتكسير ، الأوكسينات ، ولما كانت نسبة وجود الأوكسينات ، فى الخلايا الحية ، هى محصلة التوازن المتغير ، والمستمر ، والدقيق ، بين تفاعلات عملية بنائه وهدمه ،

فعلى ذلك ، فإن زيادة نسبة الفينولات الأحادية ، مثل ، الكومارين ، فى الخلية النباتية ، من أى مصدر ، سيزيد من نشاط إنزيمات ، هدم ، وتكسير ، الأوكسينات .

وهذا السلوك ، يختلف عن سلوك الفينولات العديدة ، أوالثنائية الهيدوكسيل ، فهى **من الناحية الكيماوية سامة ، ومعيقة لإنزيمات أكسدة الأوكسين ، داخل النبات** ، ومن أمثلتها ، الكاتيكول ، والبيروجالول **Pyrogallol** . فبينما تسبب الفينولات الأحادية هدم، وإعاقة ، لتكوين الأوكسين ، نظراً لأهمية وجودها ، كعامل مساعد ، لنشاط إنزيمات أكسدة الأوكسين . فإن الفينولات العديدة ، تعتبر مشجعة لنمو الجذور العرضية ، نظراً لتأثيرها السام ، على إنزيمات أكسدة الأوكسين . وعلى ذلك ، فإن معاملة النبات بها ، يؤدى إلى زيادة بناء الأوكسين ، بما يعادل 6 أضعاف النسبة فى النباتات غير المعاملة ، أى أمكنه رفع نسبة الأوكسين ، أو زيادة فاعليته ، ونشاطه ، داخل النبات .

وقد لوحظ فى المراحل الأولى ، للدفع للإزهار ، زيادة الفينولات ، وخاصة الأحادية، مما يؤدى إلى زيادة فعالية الإنزيمات الهادمة للأوكسينات ، وبالتالى تقل نسبة الأوكسين الطبيعى ، الموجودة ، أصلاً ، فى البراعم ، والمعروف عنه أنه معيق طبيعى للإزهار . بل لقد وجد أن بعض هذه الفينولات تتحد ، إتحاداً مباشراً ، مع الأوكسين الداخلى ، فى النبات ، وتبطل مفعوله . وقد تم عزل ، وتعريف ، لبعض هذه النواتج الإتحادية ، فى الفترة من عام 1967 وحتى 1977 ، فى محاولات التعرف على أنواع المواد المعيقة ، والتى كان معظمها من المواد الفينولية التى تتكون طبيعياً أثناء الإزهار .

وفى نهاية السبعينيات من القرن الماضى ، أشارت نتائج العديد من التجارب ، إلى ملاحظة وجود تركيز مرتفع من الفينولات ، داخل البرعم ، وأن هذه المواد الفينولية ، عبارة عن أربعة فينولات مختلفة ، تتبع مجموعة الفينولات الأحادية ، وأنها تتواجد بنسب مختلفة ، فى كل نوع من أنواع النباتات ، ويختلف هذا الإتزان الديناميكى ، من صنف نباتى لآخر ، كما تختلف نسب هذه المواد ببعضها . كما أشارت النتائج ، أن

وجود هذه الأنواع الأربعة ، بتلك النسب ، المحددة ، لكل صنف ، نباتى ، ضرورية لتحول البرعم الخضرى ، إلى برعم زهرى مباشرة .

وقد نجح البعض ، فى إستعمال بعض النسب الصحيحة ، التى تحصل عليها ، رشاً، أو حقناً ، على النبات من أجل الدفع للإزهار . ومازالت البحوث جارية حتى الآن ، لتحديد النسب الصحيحة ، للأصناف المختلفة ، من النباتات ، أملاً فى الوصول إلى جداول محددة ، بها نسب بالمواد المعيقة والدافعة للإزهار ، لكل نوع ، من أنواع النباتات ، حتى يمكن للباحث ، أو المزارع ، عن طريق إستعمالها ، دفع نباتاته للإزهار .

وقد قدم Moned ، تفسيراً لتأثير اتزان الهرمونات على الخلية فى البرعم ، وإعتمدت نظريته على عدة مبادئ ، وأسس ، معروفة ، لدى العاملين ، فى مجال الكيمياء الحيوية الفسيولوجية . وهى أن جزيئات الحمض النووى DNA ، ما هى إلا مادة وراثية genetic material ، أى ما هى إلا أحد مكونات الكروموسومات ، حتى يمكنه أن ينقسم ، وكذا يمكنه بناء جزيئات RNA . ومن المعروف ، أيضاً ، أن نسب وجود جزيئات DNA ، فى أى كائن حى ، هى نسب ثابتة ، كماً ونوعاً ، فى داخل الكائن الحى الواحد ، ولكنها ، بالطبع ، تختلف من كائن لآخر . وهو المسئول عن بناء جزيئات الحمض النووى RNA ، الذى بدوره يقوم بتوجيه بناء جزيئات من البروتينات الخاصة ، داخل خلايا البرعم يكون من شأنها دفعة للإزهار . ومن هنا جاءت نظريته ، التى إعتمد فيها على أن التاثير الهرمونى ، يتم من خلال تأثيره على جزيئات الأحماض النووية ، تنشيطاً أو تثبيطاً .

الفصل السابع و الثلاثون

استعمال مواد النمو فى الزراعة

Use of Growth Substances in Agriculture

- تمهيد .

- أهم التطبيقات العملية لمواد النمو فى الزراعة :

النمو والتكاثر الخضرى – تأخير الشيخوخة فى نباتات الخضر والزينة – منع الرقاد فى النجيليات – دفع تكوين الجذور على العقل – الترقيد – العلاقة بين الأصل والطعم – كسر السكون – تثبيط أو منع التزريع – التحكم فى شكل وحجم النبات – التحكم فى التزهير – التساقط – إبادة الحشائش – تشجيع تكوين الثمار اللابذرية عديدة الصبغيات – زراعة الأنسجة – تشجيع تدفق العصارة اللبنية من جذوع أشجار المطاط .

الفصل السابع والثلاثون

إستعمال مواد النمو فى الزراعة

Use of Growth Substances is Agriculture

تمهيد :

سبق أن ذكرنا أن معظم – إن لم يكن جميع – العمليات الفسيولوجية فى النبات ، يتحكم فيها مواد النمو النباتية ، إما بالتنشيط ، أو بالتثبيط ، أو بالتحوير ، وينعكس ذلك على صفات النمو ، كما أن استخلاص هذه المواد ، ومعرفة تركيبها الكيماوى ، وإمكانية تخليق مشابهاتها الصناعية ، أحدث ثورة كبيرة فى مجالات استعمالاتها ، تجاريا ، وتطبيق استخداماتها على نطاق واسع ، وأصبح من الشائع ، الآن ، إستعمال مثل هذه المواد فى مزارع الأنسجة ، وفى برامج التربية ، والإكثار الخضرى ، وتكوين الجذور ، كما تستعمل فى كسر طور الكمون فى البذرة ، وسكون البراعم ، والتحكم فى شكل ، وحجم ، النبات ، و نظام التزهير فيه ، وتكوين الثمار والبذور ، وتحسين خواصها . كما شاعت إستعمالاتها فى التحكم فى التساقط ، والشيخوخة ، ومقاومة الحشائش . كل هذه الإستعمالات وغيرها ، لمواد النمو ، أصبحت الآن من الأعمال الروتينية ، الهامة ، فى الزراعة ، وهى تحتاج لمزيد من الدراسة ، والتحليل .

وأهم التطبيقات العملية لمواد النمو فى الزراعة ما يلى :

أولاً : النمو و التكاثر الخضرى : Growth and Vegetation

لا يخفى على أحد أهمية التكاثر الخضرى ، فى الحصول على نباتات شبيهة بالنباتات الأم ، تماماً ، دون التعرض إلى إنعزلات وراثية ، كما يحدث فى التكاثر البذرى (الجنسى) . وهو نوع من التكاثر ، يتم فيه الإحتفاظ بخواص مرغوب فيها ، مثل ، مقاومة الأمراض ، والإحتفاظ بشكل ، وحجم ، ونكهة ، المحصول الناتج ، وخاصة فى أشجار الفاكهة ، ونباتات الزينة ، والخضر . كما أن هذه الطريقة ، من التكاثر ، تعطى نباتات متشابهة ، أو متقاربة ، فى النشاط ، والنمو ، وسلوك التزهير ، والإثمار ، فيسهل بذلك العمليات الزراعية المستخدمة ، كما يضف عليها ميزة تجارية، لا تتوافر فى النباتات التى تتكاثر جنسياً ، والتى يتكون عنها نباتات متباينة ، فى

النشاط ، والسلوك ، الفسيولوجى ، والتزهير . فالأوركيدات التى تتكاثر بالبذرة ، على سبيل المثال ، تعطى نباتات ذات إنعزلات وراثية عديدة ، متباينة النشاط ، ومختلفة فى سلوك التزهير ، على عكس النباتات التى تتكاثر خضرياً ، بالأبصال ، فهى تعطى نباتات حاملة كل صفات النبات الأم ، ومتشابهة معها ، ومتقاربة فى النشاط ، وسلوك التزهير .

وقد يكون التكاثر الخضرى هو البديل الوحيد للتكاثر ؛ كما فى أنواع الفاكهة المنتجة للثمار البكرية ، مثل ، الموز ، والأنانس ، والعنب ، فهى لا تنتج بذوراً حية . كما قد يكون – أى التكاثر الخضرى – هو الشائع ، كما فى النباتات التى تكيفت مع هذا النوع من التكاثر؛ لصغر حجم بذورها ، أو ضعف حيويتها ، ومعدل إنباتها . وعادة ما يكون ذلك مصحوباً بضعف النباتات الناتجة ، وإنخفاض المحصول فيها ، وعدم إنتظامه ، ومن الصعوبة بمكان إكثارها بذريا ، إلا إذا أضطر لذلك ، فى أغراض التربية ، أو قد تحول الظروف البيئية دون تكوين البذور ، مثل القصب ، الذى يتكاثر بالعقل الساقية ، والبطاطس ، التى تتكاثر بالدرنات ، تحت ظروفنا المحلية.

وتلعب مواد النمو النباتية ، دوراً هاماً ، فى إكثار مثل هذه النباتات خضريا . فالأوكسينات ، ذات أهمية بالغة ، فى تشجيع تكوين الجذور على العقل ، وتحسين العلاقة بين الأصل والطعم ، حال التكاثر الخضرى بالتطعيم . والجبريلينات هامة فى إنتاج الثمار البكرية ، والأمثلة على ذلك كثيرة ، ومتعددة .

ثانياً : تأخير الشيخوخة Delay of senescence فى نباتات الخضر والزينة :

تستعمل السيتوكينينات ، ومعوقات النمو ، فى المحافظة على بقاء محاصيل الخضر والزينة ، وخاصة الأزهار المقطوفة وفطرة عيش الغراب ، فى حالة غضة ، وهو ما يزيد من قيمتها الإقتصادية . ومن أمثلة ذلك الخضر الليفية ؛ مثل الكرنب ، والقرنبيط ، والخس ، والبصل ، والأسبرجس ، وهى محاصيل تفقد حيويتها ، وقيمتها، الاقتصادية ، بسرعة ، بعد الحصاد ، علاوة على إنخفاض فترات تخزينها . وتعامل مثل هذه النباتات ، بعد حصادها رشاً بالمركب المستخدم ، أو غمسها ، فى مركباتها

المستخدمة، قبل ربطها ، أو إعدادها للنقل ، لإطالة فترة حيويتها ، لمدة أطول ، وتثبيط تحلل أنسجتها ، وإصفرار أوراقها ، وشحوبها ، أو تعفنها .

ثالثاً : منع الرقاد Prevention of lodging فى النجيليات

يمكن بإستخدام مثبطات النمو ، تثبيط إستطالة سلاميات الساق ، فى الحبوب ، فيصبح النبات قصيراً ، ويصاحب ذلك ، غالباً ، زيادة التفريغ . وكثافة النبات ، وقصره ، وهو ما يحول دون ميل ، أو سقوط النبات ، أو رقاده ، دون التأثير على الأوراق ، أوالأزهار ، أوالمحصول . وقد وجد أن معظم النجيليات ، تستجيب للمعاملة بمعيقات النمو ، لهذا لأغراض ، عند إستخدامها ، رشاً ، على الأوراق ، أو إضافتها للتربة ، التى ينمو فيها النبات .

رابعاً : دفع تكوين الجذور على العقل Induction of rooting on the cutting

تنشأ الجذور العرضية ، عادة ، من خلايا البريسيكل ، أو الطبقة المحيطة ، وهى الخلايا المنشئة للجذور . وقد تنشأ ، أحياناً ، من أى نسيج نباتى آخر ، قادر على معاودة درجة نشاطه فى الإنقسام ، فتتكون خلايا جديدة ، سرعان ، ما تنتظم لتكوين منشئات ، وبدايات الجذور .

وتعتبر الأوكسينات أهم مواد النمو ، ذات التأثير البالغ ، الذى يدفع لتكوين الجذور العرضية ، على العقل المستخدمة ، للإكثار الخضرى ، سواء كانت عقل جذرية ، أو ساقية ، أو ورقية ، شريطة أن يكون نزعة النوع النباتى ، تميل نحو تكوين الجذور ، وعادة تعامل العقل المستخدمة بالغمر فى بارافين سائل ، لتفادى جفاف أطرافها . فالعقل الساقية ، للمانجو ، والكافور ، لا تميل لتكوين جذوراً عرضية ، حتى لو عوملت بالأوكسين . كما أوضح Nande (1970) ، أن عقل بعض أنواع من الفصيلة البقولية (الفراشية) ، مثل الطلح *Delonix regia* وأفراد من الفصيلة البيجونية ، مثل الجاكاراندا و الــــــــ *Michelia chemaca* والسرو من الفصيلة الآسية : والـــــــــ *Juglans regia* من الفصيلة الجوزية ، قد فشلت فى تكوين الجذور العرضية ، عند معاملتها بالأوكسينات (IAA ، NAA) ، وحتى لو تفتحت براعم العقل ، وتكشفت ، فإنها سرعان ما تذبل . وتموت ، نظراً لفشل تكوين الجذور .

أما الأنواع التى تميل لتكوين جذور عرضية ، على العقل ، فأن المعاملة بالأوكسين ، تسرع من تكوينها ، مع زيادة كثافتها وحيويتها ؛ خاصة إذا كانت العقل المأخوذة ، من النبات البكر ، مزودة بمنشئات ، أو مبادئ ، الجذور ، مثل الحور . حيث توجد مثل هذه المنشئات على سوق النبات البكر ، ولكنها لا تكوّن جذوراً إذا كانت متصلة بالنبات الأم . بينما تنمو عند القطع ، ووضعها فى بيئة مناسبة للتجذير . فالعقل الورقية للبجونيا Begonia ، والبرايوفيللم ، تستجيب ، وبسرعة ، للمعاملة بالأوكسين . كما يسرع الأوكسين من تكشف براعمها الخضرية . كما تستجيب ، بنفس الطريقة ، العقل الجذرية ، كالبطاطا . أما العقل الساقية ، العشبية ، فهى تكوّن جذوراً عرضية ، بسرعة ، بشرط وضعها فى وسط نمو مناسب للتجذير ، فإذا ما تكشفت البراعم العليا ، فوق سطح البيئة ، وتفتحت ، أعتبر ذلك دليلاً على تكوين الجذور ، على الطرف السفلى المقطوع للعقل ، وهو الغالب . وعادة ، يختار بيئة لنمو العقل ، بحيث تكون قادرة على الإحتفاظ بالرطوبة ، والتهوية المناسبة ، للإكثار ، مثل الرمل أو Vermiculite ، أو كلاهما معا ، بنسب مختلفة . وقد تحتاج البيئة إلى التدفئة . فى جميع هذه الحالات ، لوحظ أن فعالية الأوكسينات فى الإسراع من تكوين الجذور ، يكون مصحوباً ، بزيادة عددها . ويعتمد ذلك ، على نوع الأوكسين المستخدم ، ودرجة تركيزه ، وطريقة المعاملة ، ونوع العقلة ، وظروف نموها .

أ- نوع الأوكسين IAA و درجة تركيزه

تباينت الأبحاث ، كثيراً ، من حيث أثر نوع الأوكسين المستخدم ، على نسبة نجاح العقل فى تكوين الجذور . فقد أشارت ، بعض ، الأبحاث إلى أن عقل التين المطاط *Ficus patmata* ، والكركديه والخبيزة *Hibisecus sp* ، والورد *Rosa sinensis* ، والحور *Papulus nige* ، تستجيب بدرجة أكبر للنافثالين ؛ NAA ، عنه للإندول ؛ IBA ، أو IAA ، على الترتيب ، عند إستخدامها بتركيز 100 جزء فى المليون (Nanda , 1970) . فى حين أن عقل الخبيزة ، والدخان ، والورد ، والتفاح ، والليمون ، والبوانسيانا *Poinsettia* ، تستجيب ، بفاعلية أكثر ، للإندول حمض البيوتريك IBA ثم النفتالين NAA ، عنه فى حالة إندول حمض الخليك IAA. وفى الغالب ، تحقق مخاليط الأوكسينات ، فعالية أكثر فى هذا الغرض .

وترجع أسباب سرعة تكوين الجذور العرضية ، وزيادة عددها بالنافثالين ، إلاّ أن IBA ، و NAA أكثر ثباتاً ، فى العقل عن IAA .

كما وجد أن نسبة نجاح العقل ، وسرعة تكوين الجذور ، وعددها ، يزداد ، طردياً ، مع زيادة درجة تركيز محلول الأوكسين ، المستخدم ، من 50 حتى 150 جزء فى المليون ، وهو الغالب إستخدامه ، فى معظم عقل الأنواع النباتية . وإذا زادت التركيزات ، عن هذا الحد ، يثبط من تكوين الجذور . أما التركيزات التى تقل عن 50 جزء فى المليون ، فهى غير فعالة عادة .

ب- طريقة المعاملة بالأوكسين Method of Treatment

يختلف التركيز الأمثل للأوكسين ، بإختلاف طريقة إستخدامه ، فإذا أستخدم الأوكسين مسحوقا Powder . فإن تركيزه المطلوب يتراوح بين 15 – 10 ضعف تركيزه المستخدم فى حالة محاليل الغمس . كما أن طريقة المسحوق تفضل طريقة الغمس Dip method ، وتعتبر أكثر ملاءمة منها ، مع سهولة ، وسرعة ، إجرائها. والطريقة المثلى للمعاملة ، هى إذابة الأوكسين فى كمية قليلة من الإيثانول ، أو أى مذيب عضوى آخر ، ثم يخلط مع مسحوق الطباشير ، أو الطين ، ثم تغمس الأطراف القاعدية للعقل ، فى الماء ، ثم المخلوط ، وتزرع العقل ، فى الوسط المناسب للتجذير . ومن الطبيعى ، أن تختلف درجة الاستجابة للأوكسين ، بإختلاف كمية الأوكسين الملاصقة للعقلة . كما أن التركيز الأمثل ، اللازم من الأوكسين للتجذير ، يختلف بإختلاف النوع النباتى ، وعوامل أخرى ، وهو ما يجب مراعاته . خاصة إذا أستخدمت طريقة الغمس ، فهو يتراوح ، فى هذه الطريقة ، بين 100 - 10 جزء فى المليون ، فى معظم الحالات ، على أن يراعى غمس الجزء القاعدى ، من العقلة ، بطول 5 – 2.5 سم ، فى محلول الأوكسين المستخدم ، لمدة 24 ساعة .

جـ – نوع العقلة وظروف نموها

عند ثبات العوامل الأخرى ، لوحظ أن العقل الساقية الخضراء (المأخوذة من نمو السنة الحالية) تتجذر ، بدرجة أفضل ، من العقل الخشبية ، أو شبه الصلبة (المأخوذة من الأجزاء المسنة) . وعادة يتراوح طول العقلة فى الحالتين بين 10 – 15 سم .

والعقل العارية ، أقل نشاطاً فى التجذير ، غالباً ، من العقل ذات الأوراق ، والبراعم. وقد يرجع ذلك ، إلى أهمية الأوراق ، فى التخليق الضوئى ، والبراعم كمصدر للأوكسين ، المحفز للتجذير . وقد تكون الأوراق عائقاً للتجذير ، لما يتسبب عنها زيادة النتح ، وجفاف العقل ، قبل تكوين الجذور . وهو ما يراعى فى مثل هذه الحالات ، حيث تزال الأوراق . قبل معاملتها ، وزراعتها ، دفعاً لتكوين الجذور .

والعقل الطرفية تتجذر بدرجة أفضل ، من العقل القاعدية ، وخاصة التى أخذت من الشتلات الصغيرة . كما أن العقل السميكة ، التى تعرضت لفترة ضوئية أطول ، الغنية فى محتواها من المواد الغذائية المدخرة ، تكوّن جذوراً أفضل ، من تلك الفقيرة المحتوى .

ولقد وجد أن العقل المعاملة بأول أكسيد الكربون ، أو الإيثيلين ، فى وجود الأوكسين ، تستجيب للتجذير بدرجة أكبر ، ويساعدان على تحفيز تكوين الجذور . بينما المعاملة بالسيتوكينينات ، والجبريلينات ، ومعوقات النمو ، وحمض الأبسيسك ، تثبط من نمو الجذور ، على العقل . كما أن العقل المأخوذة فى فصل السكون ، خلال الخريف ، والشتاء ، تكون أفضل فى التجذير ، من تلك المأخوذة خلال فصل النمو، والنشاط.

خامساً : الترقيد Layering

يعتمد الأساس العلمى للترقيد ، كما فى الترقيد الهوائى ، على زيادة درجة تركيز الأوكسين فى منطقة ما من الفرع ، لدفع تكوين الجذرور العرضية . ويتم ذلك ، عادة ، كما فى أشجار الفاكهة ؛ مثل المانجو ، والجوافة ، وغيرها ، ومصدات الرياح ؛ مثل الكازوارينا ، وغيرها من النباتات ، التى لا تكوّن عقلها جذوراً بسهولة ، بإجراء حز دائرى ، لقطع نسيج اللحاء ، على الفرع الهوائى ، للنبات الأم ، ثم وضع بيئة مناسبة ، قادرة على الاحتفاظ بالرطوبة ، مثل البيت موس ، أو التربة المناسبة ، وتغطيتها بقطعة من البولى إيثيلين ، ثم ربطهما ، برباط محكم ، ثم معاملتها بأى محلول أوكسينى ، وآخر مغذى ، وتترك المدة المناسبة . ويسبب تجميع الأوكسينات الطبيعية ، والمواد الغذائية المجهزة ، من الأوراق ، فوق هذا الحز ، كما يساعد الأوكسين ، المضاف فى تحفيز تكوين الجذور العرضية فوق الحز . وعند تكوين الجذور العرضية ، بعد فترة ،

يتم فصل الفرع الهوائى ، بمجموعه الجذرى المتكون ، ويزال جزء من الأوراق ، لتقليل النتح ، والجفاف ، ثم تغرس للزراعة .

وتستعمل هذه الطريقة ، فى النباتات التى لا تكوّن جذوراً عرضية ، على العقل المفصولة منها . كما يمكن إجراء الترقيد الأرضى ، لأحد الأفرع الغضة ، فى التربة مباشرة ، على أن يراعى توفير نسبة الرطوبة ، ودرجة الحرارة المناسبة . ومن أمثلة هذه النباتات ، نباتات الفل ، والياسمين ، وغيرهما .

سادساً : العلاقة بين الأصل والطعم (التطعيم Grafting)

يستعمل التطعيم بالعين ، أو بالقلم ، فى إكثار الأنواع ، أو الأجناس ، المرغوبة ، أو المقاومة لبعض الظروف البيئية ، الغير ملائمة . والعلاقة هنا ، بين الأصل والطعم ، هى علاقة توافقية هامة ، ضماناً لنجاح الإلتحام الطبيعى ، بين كامبيومى الأصل والطعم ، وبإتصالهما ، يتكون عن الإنقسام خشب ولحاء ثانويين جديدين .

وتلعب الأوكسينات دوراً هاماً فى نجاح عملية التطعيم ، وتأهيل التوافق بين الأصل والطعم ، مع تحفيز الإلتحام ، المبكر ، بين الكامبيوم فى الأصل والطعم وذلك من خلال تأثيراتها على إنقسام خلايا الكامبيوم . ولذا تستعمل ، بكثرة فى الإنتاج الزراعى ، كما هو الحال فى المانجو ، والموالح .

سابعاً : كسر السكون Breaking of dormancy

يشجع الجبريلين من كسر كمون البذرة ، وزيادة نسبة الإنبات ، ومعدله ، فى بذور نباتات كثيرة ، مثل الفاصوليا ، والبسلة ، وحبوب النجيليات . إلا أن البادرات الناتجة تكون طويلة ، ورفيعة . كما وجد أن الجبريلين يساعد فى إنبات بذور العنب ، التفاح ، الكريز ، الخوخ ، ودرنات البطاطس بعد الحصاد مباشرة . ويستخدم الجبريلين بتركيز يتراوح بين 500 – 1000 جزء فى المليون ، لفترات مختلفة ، إلا أن الدرنات الناتجة تكون صغيرة الحجم ، ومحصولها أقل .

كما وجد أن الجبريلين يمكنه أن يحل محل أثر البرودة ، اللازمة لكسر الكمون، فى مثل هذه البذور . ومن ناحية أخرى ، وجد أن معاملة البذور ، الساكنة ، بالإيثيلين، والكلورهيدرازين ، أعطت نفس النتيجة ، التى تسببها معاملات الجبريلين ، دون آثاراً جانبية .

ثامناً : تثبيط أو منع التزريع Inhibition of sprouting

يمكن منع تزريع ، أو إنبات براعم درنات البطاطس ، من عيوبها ، خلال التخزين ، أو قبل الجنى ، والحصاد ، بغمسها فى محلول NAA ، أو بإستخدام إستر ميثيل نفتالين حامض الخليك MENA ، وهو غاز متطاير ، رشاً على الدرنات . ورغم ذلك ، لم تنجح هذه المعاملات مع البصل ، لعدم قدرة هذه المواد على الوصول إلى البراعم . ولتثبيط التزريع ، فى البصل وجد أن رش الماليك هيدرازيد maleic hydrazide على الأبصال ، الناضجة ، قبل الحصاد ، بأسبوع ، أو إثنين ، يمنع إنبثاق البراعم ، من أبصالها ، فى المخزن . وقد نجحت هذه المعاملة مع الجزر ، وبنجر السكر .

تاسعاً : التحكم فى شكل وحجم النبات Morphogensis

يتحكم بالزيادة ، أو بالنقص ، فى طول النبات ، وظهور الأفرع الجانبية ، وجود الجبريلينات ، ومعوقات النمو . فالجبريلينات ؛ تسبب زيادة طول السلاميات ، فى القصب ، وتزيد من محتواه السكرى . بينما تقليل الأوكسينات بالتقليم ، تؤدى إلى تحفيز نمو الأفرع الجانبية ، كما فى أشجار الزينة ، حيث يصبح النبات كثيفاً ؛ كما فى النباتات المستخدمة كسياج نباتى .

و يُتحكم فى النمو ، المفرط ، بإستخدام معوقات النمو ؛ مثل ، الفوسفون D ، كما فى البابونج ، والبوانسيانا ، فهى مواد تعيق نمو الساق ، وتسرع من الإزهار .

كما نجح B9 فى إعاقة النمو الخضرى ، فى بادرات التفاح ، ونباتات المشتل ، وهى ميزة إقتصادية . حيث يمكن الحصول على نباتات صغيرة الحجم ، ويساعد ذلك فى سهولة نقلها ، ونجاح زراعتها ، حيث تصبح النباتات صلبة ، مقاومة للظروف البيئية المضادة . كما وجد أن إستخدام الماليك هيدرازيد ، فى العرعر ، والصنوبر ، أدى إلى تثبيط نمو ، ونشاط ، البرعم الطرفى ، للأغصان ، مانعة بذلك تكوين الأوراق ، والبراعم ، والأزهار ، ولم تتأثر البراعم الجانبية الساكنة ، بل زاد تكوين الأفرع الجانبية ، وأصبحت النباتات الرعوية شجرية كثيفة .

وفى الدخان ، وجد أن المعاملة بالماليك هيدازيد ، أدى إلى تنظيم نمو الشمراخ الزهرى ، ومنع من نمو الممصات (الفروع الجانبية) . ويراعى أن يتم ذلك مع بداية الإزهار ، حتى لا تتلف جودة الأوراق ، أو تتناقص فى أحجامها .

عاشراً : التحكم فى التزهير Flowering control

قد يصبح من الضرورى ، أحياناً ، إنهاء طور النمو الخضرى ، والتبكير فى الإزهار ، أو إطالة فترة النمو الخضرى ، والتأخير من الإزهار ، أو منعه تماماً ، كما قد يصبح من الضرورى التحكم فى عدد الأزهار ، أو النسبة الجنسية ، كما قد تحتاج برامج التربية إلى تزامن التزهير فى أنواع نباتية ، مختلفة فى مواعيد إزهارها . وجميعها عمليات فسيولوجية هامة ، ذات ميزات متعددة ، تختلف بإختلاف النوع النباتى، والغرض من الزراعة ، وهى أمور تتحكم فيها الهرمونات النباتية ، بشكل كبير . فقد يكون تأخير التزهير أمراً محموداً ، وغير محمود ، فى ذات الوقت . ويعتمد ذلك ، على الغرض من زراعة النبات . فإذا كان الغرض من تربية ، وزراعة، النبات ، هو الحصول على المجموع الخضرى ، أو الجذرى ، لأغراض التغذية ؛ مثل كثير من نباتات الخضر الورقية ، ذات السوق القرصية ، أو القصيرة ، مثل ، الجزر ، والفجل ، واللفت، والبنجر، و Knolkhol ، وغيرها ، يفضل دائماً ، تثبيط إستطالة الساق ، وتأخير الإزهار . إما إذا كان الغرض هو الحصول على البذور ، فإنه يفضل تحفيز التزهير. ويتم ذلك بإستخدام الهرمونات ، أو بإختيار فصل النمو الملائم ، للغرض المطلوب .

وسنورد فيما يلى تأثير لبعض الهرمونات النباتية المستخدمة فى تحفيز الإزهار، أو تثبيطه ، ذوات العلاقة بتنظيم عدد الأزهار بالزيادة ، أو بالنقص ، أو من خلال تأثيراتها على النسبة الجنسية .

أ- تحفيز التزهير Promotion of flowering

وجد أن إستخدام 0.5 جزء فى المليون من NAA ، رشاً ، على نباتات الأناناس ، وهى نباتات نهار قصير ، أدى إلى الإسراع فى الإزهار ، كما أمكن تنظيم الإزهار، والتحكم فى حجم الثمار ، وتوحيد ميعاد القطف ، فى وقت واحد . وبذلك أمكن تقليص الفترة بين القطف الأول والأخير . وقد حقق إستخدام الإيثلين ، والأثيفون ، نفس الغرض .

كما وجد أن الأكسينات ، ومعوقات النمو ، تسرع من الأزهار ، مع تقليل فترة النمو الخضرى ، فى كثير من النباتات الإقتصادية ، ومن أمثلة ذلك إستخدام B9،

وNAA ، مع التفاح ، والكريز ، والموالح ، وإستخدام 2,4-D مع البطاطا ، حيث زادت سرعة تكاثرها . كما إستخدمت معوقات النمو (B9 and CCC) لتقليل النمو الخضرى ، والإسراع من التزهير ، فى نباتات الزينة ، مثل الجهنمية ، والأزاليا الصحراوية ، والبابونج .

ب – تأخير الإزهار Delaying of flowering :

وجد أن المعاملة بالجبريلين أدت إلى إطالة فترة النمو الخضرى ، وتأخير التزهير ، أو منعه تماماً . ويعتمد ذلك على التركيز المستخدم ، وهو أمر محمود ، مع الفراولة ، فهى تتكاثر خضريا بالسوق المدادة ، ويحتاج المنتج ، دائماً ، لزيادة محصوله إلى تأخير التزهير ، حتى يتمكن النبات من تكوين سوق مدادة قوية . كما قد يكون من الضرورى اللجوء إلى هذه المعاملة مع التفاح ، والكمثرى ، والبرقوق ، والخوخ ، وباقى أشجار ذوات النواة الحجرية ، والموالح .

كما قد يكون محموداً ، أيضاً ، مع قصب السكر ، فإن التبكير فى الإزهار ، يسبب نقص ، معنوى ، فى المحتوى السكرى ، يقدر بحوالى 20 – 30 % . وهو أمر يمكن تداركه ، أو منعه بتأخير الإزهار ، أو تثبيطه ، بإستخدام الماليك هيدرازيد ، وبعض الأوكسينات ، وأهمها النافثالين حمض الخليك NAA ، وهو الأكثر تأثيراً .

وعادة ما تسبب الجبريلينات إستطالة الساق ، وتثبيط التزهير ، فى كثير من النباتات ، ذات السوق القرصية ، أو القصيرة ، فى الحالات التى تبقى النباتات فيها خضرية .

بينما تسبب معوقات النمو ، قصر الساق ، وزيادة التفريع ، وتبقى النباتات خضرية ، قوية النمو ، حتى تتهيأ للإزهار ، بعد إطالة فترة النمو الخضرى .

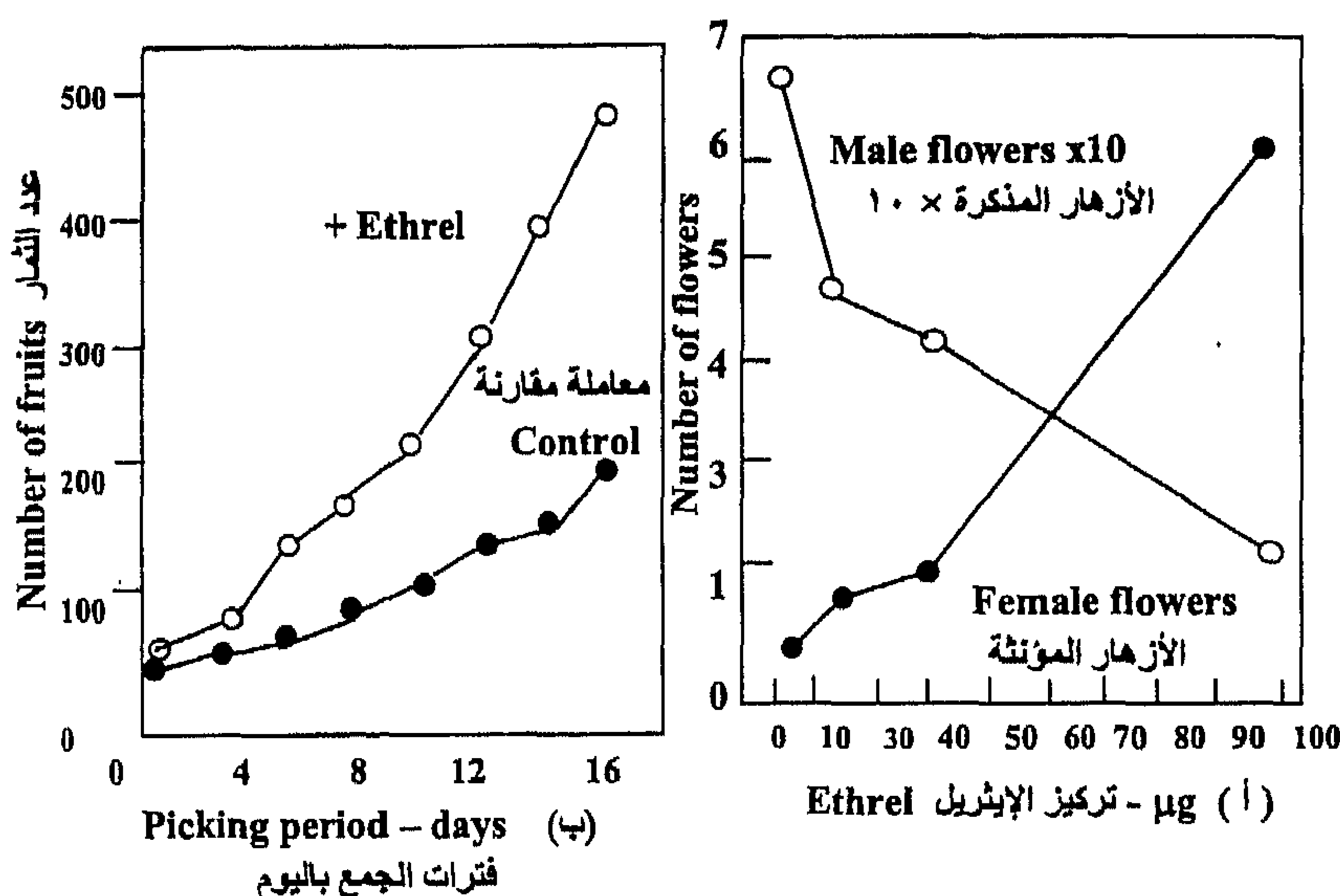
كما قد تستخدم معوقات النمو مثل B9 ، وفوسفون D ، وأمو 1618 ، لإيقاف التزهير ، فى غابات البامبو (الخزيران) لتحقيق أغراض ، إقتصادية ، هامة . فهو نبات أحادى الإثمار ، ويموت مباشرة بعد التزهير ، والإثمار . وبموته يتوقف النشاط الصناعى ، المعتمد عليه ، فى صناعة لب الورق .

جـ – النسبة الجنسية Sex Ratio والتعبير الجنسى Sex Expression

رغم أن النسبة الجنسية صفة وراثية ، مرتبطة بالنوع النباتى ، إلا أن الدراسات البحثية أثبتت إمكانية تغييرها ، بتغير الفترة الضوئية ، والتأقت الحرارى ، وإضافة

مواد النمو النباتية . كما وجد أن النسبة بين الأزهار المذكرة إلى المؤنثة ، تعتمد على فصل النمو ، وظروف التغذية ، والإجهاد الملحى ، أو المائى ، أو الإصابة بالأمراض.

فقد وجد أن معاملة القرعيات ، رشاً ، فى مرحلة النمو الخضرى المبكر ، عند عمر فسيولوجى 3 -4 ورقات ، بالإيثريل ، أوالفوسفون D ، يزيد من عدد الأزهار المؤنثة ، على حساب إنخفاض عدد الأزهار المذكرة . فإذا كانت القرعيات تعطى فى المتوسط 30 - 40 زهرة مذكرة ، لكل زهرة واحدة مؤنثة ، خلال فصل النمو ، فإن معاملة اللوف ، والبطيخ ، والكوسة ، والخيار ، وغيرها ، من القرعيات ، بالإيثريل ، عند تركيزاته المرتفعة ، أدى إلى إنخفاض عدد الأزهار المذكرة ، وإرتفاع عدد الأزهار المؤنثة . ولم يقف التأثير عند هذا الحد ، بل سبب فى التبكير فى الإزهار، وظهور الأزهار المؤنثة ، على السلاميات السفلى ، لهذه النباتات . ويوضح ذلك الشكل البيانى التالى . وهو ما إنعكس على زيادة المحصول من الثمار ، رغم نقص حجمها ، كما فى الشكل .



رسم بيانى يوضح تأثير الإيثريل على عدد الأزهار المذكرة والمؤنثة المتكونة على نبات الخيار (ا) والثمار الكلية المتكونة على النبات (ب)

ومن ناحية أخرى ، فقد وجد أن إضافة الجبريلين ، إلى القرعيات ، أدى إلى زيادة عدد الأزهار المذكرة ، وقد يفيد ذلك ، فى إحتفاظ النسل line بنقاوته ، لأغراض التهجين ، وإستخدم الآباء المؤنثة Female parent .

كما وجد أن إضافة السيتوكينينات ، إلى العنب *Vitis vinifers* ، أدت إلى تكوين المبايض فى الأزهار المذكرة ، أى تحويلها إلى أزهار خنثى ، ينتج عن بعضها ثماراً، ذات بذور حية ، وقد أستغل ذلك لأغراض تهجين ، وتربية ، العنب .

د- عقد الثمار وتكوين البذور Fruit set and seed formation

يعتمد تكوين الثمرة البذرية على نجاح عملية التلقيح ، والإخصاب ، فإذا ما فشلت ، فشل تكوينها ، خاصة إذا كانت البذور هى الجزء الإقتصادى المستعمل ، كما فى اللوز ، والجوز ، وثمار النقل الأخرى . أما الأنواع البكرية ، التى تكّون ثماراً خالية من البذور ، فإن التلقيح ، والإخصاب ، ليسا ضروريان لتكوينها ، بل قد تكون مرغوبة إقتصادياً ، مثل الطماطم ، والبطيخ ، والتفاح ، وغيرها . فلماذا يفشل التلقيح والإخصاب أحياناً ؟ .

قد يرجع فشل ذلك لأى من الأسباب الآتية (١) عدم تكوين حبوب اللقاح ، أو قد تتكون ، ولكنها ضعيفة الحيوية ، أو عقيمة ، غير قادرة على الإنبات ، على ميسم الزهرة.(٢) عدم التلقيح أصلاً ، لغياب الملقح ، فى النباتات ثنائية المسكن . (٣) إنفجار الأنبوبة اللقاحة فى القلم ، أو تثبيط نموها ، وعدم وصولها إلى خلية البيضة ، أو فشلها فى تنبيه المبيض . (٤) فشل إندماج الأمشاج المذكرة المحمولة ، فى الأنبوبة اللقاحة ، مع خلية البيضة ، فى الكيس الجنينى ، الموجود بالمبيض ، وعدم تكوين الزيجوت.(٥) توقف الجنين عن النمو ، والإندوسبرم ، عن التمييز .(٦) إنفصال الزهرة ، وسقوطها ، تحت تأثير العوامل البيئية المغايرة ، وعجز النبات الأم .

ومعظم الأسباب السابقة ، هى أسباب هرمونية ، ترجع للأوكسينات ، غالباً . فالتلقيح يمد المبيض بالهرمونات ، اللازمة لتطوره ونموه . والأمشاج المذكرة ، والمؤنثة ، ضرورية لتخليق الزيجوت ، وتميزه إلى الجنين . وفشل التلقيح ، يعنى عدم إمداد المبيض ، أو البويضات ، بالأوكسين ، أو عجزها عن النمو ، والتميز ، وتكوين الجنين ، ثم التساقط .

وعند الإخصاب ، تتحد إحدى الأمشاج المذكرة ، لحبة اللقاح ، مع خلية البيضة، لتخليق الزيجوت ، الذى يتميز إلى جنين ، بينما تتحد المشيجة الذكرية الأخرى ، مع نواة الإندوسبروم الثانوية ، ثنائية الصبغيات ، لتكوين نواة ثلاثية الصبغيات ، تتطور إلى نواة عديدة الصبغيات ، ثم إلى نسيج الإندوسبرم . وهو نسيج مغذى ، يعتمد عليه الجنين فى تغذيته . وقد وجد أن جميع الأنسجة المتكونة (الجنين والإندوسبرم) غنية فى محتواها الأوكسينى ، ويبدو أنها مراكز تخليقها .

ومما يؤكد ذلك ، أن إضافة الأوكسينات تعمل على زيادة إتساع خلايا المبيض ، وهو ما يحدث بعد التلقيح ، ثم يتطور ، وبسرعة ، مطوقاً للبذور ، ومكونات الثمار . ويفشل تكوين الثمار إذا فشل التلقيح ، فقد وجد أن نباتات الطماطم ، المنزرعة فى البيوت الزجاجية ، خلال فصل الشتاء ، فشلت فى تكوين الثمار لذات الأسباب ، حيث كان إنتاج حبوب اللقاح ضعيفاً ، تحت ظروف النهار القصير ، والضوء المنخفض الشدة ، مع إفتقار التلقيح الخلطى ، وعدم كفاءة التلقيح الذاتى ، لإستطالة القلم ، كثيراً ، عن الأسدية . هذا . . . بالإضافة إلى تأثير درجة الحرارة المنخفضة ، أثناء الليل ، التى تحول دون تكوين حبوب اللقاح .

وقد أستغلت هذه الظواهر ، إقتصادياً ، لتشجيع عقد الثمار ، وتكوين البذور ، ولو جزئياً ، بإستعمال الأوكسينات ، حال ما إذا كانت الظروف الملائمة للتلقيح ، غير مناسبة ، أو كان المطلوب إنتاج ثمار بكرية ، مبكرة النضج . وأصبح من الشائع ، الآن ، إستخدام مسحوق ، أو محلول ، بتركيز(2-ppm10) , لأى من Naphthoxy acetic acid , 2.4.5 T , Parachlorophenoxy acetic acid (PCPA) وذلك لتحفيز عقد الثمار ، خاصة إذا عوملت العناقيد الزهرية ، بدلاً من النبات ككل ، كما فى الطماطم ، والتفاح ، والكمثرى ، والعنب ، والتين ، والجوافة . كما وجد أن إستخدام الجبريلينات ، يحسن من حجم الثمار كثيراً .

حادى عشر : التساقط Abscission

يمثل تساقط الأوراق ، أوالأزهار ، أو كليهما ، مشكلة ، كبيرة ، لدى بعض المزارعين ، خاصة إذا كان تأثيرها على المحصول سلبياً . وقد تكون مطلوبة ، أحيانا فى حالات أخرى ، لتسهيل جمع المحصول آليا ، أو تحسين قيمته التجارية ، وصفاته

النوعية . كما أن منع التساقط قد يكون ذو قيمة ، إقتصادية ، كبيرة . وإسراع التساقط، أو منعه ، عمليتان فسيولوجيتان ، متضادتان ، يتحكم فيهما مستوى الهرمون الداخلى . ومع مراعاة النوع النباتى ، والظروف البيئية المحيطة ، ومع الحذر فى الاستخدام ، فقد أستعملت منظمات لنمو ، كثيراً ، فى تنتظم هذا الغرض .

أ- تحفيز التساقط Abscission hasten:

وأساس إستخدام مثل هذه المركبات الهرمونية ، فى تحفيز التساقط ، هو آلية عملها ، ففى حال الأوراق ، فهى تسبب زيادة معدل التنفس ، بدرجة أكبر ، من معدل التخليق الضوئى ، فتجف وتموت ، وفى حالة تكوين الثمار ، فهى قد تمنع إنبات حبوب اللقاح ، ونمو الأنبوبة اللقاحية ، أو قد تثبط ، أو تمنع ، من تدفق ، وإنتقال ، المواد الغذائية للثمار المتكونة . وفيما يلى بعضا من نتائج التجارب التى أجريت لتحفيز التساقط :

١- أمكن تحفيز تساقط الأوراق ، فى القطن ، بعد تفتح الثمار ، لتسهيل عملية الجنى الآلى ، وتقليل نفقات الجنى اليدوى ، بإستعمال أى من المركبات الآتية : Endothal و Magnesium and sodium chlorate وأحادى كلوريد الصوديوم ، أحادى كلوريت الصوديوم وسيناميد Cyanamide الكالسيوم ، مع مراعاة الحذر عند استخدام المواد القابلة للاشتعال .

٢- خف وتقليل عدد الأوراق ، وتشجيع تساقطها ، فى القطن ، بعد تفتح بعض الثمار ، لتسهيل سرعة تفتح الثمار المغلقة ، والتى تظل لفترة طويلة دون تفتح ، وإتاحة الفرصة لها للتفتح ، بإستخدام حمض الأرسنيك ، والسيكوسيل Paraquat .

٣- أمكن التغلب على الأعشاب الضارة ، بإستخدام مبيدات الأعشاب .

٤- أمكن خف أزهار التفاح ، والخوخ ، أثناء التكوين المبكر للثمار ، لمنع التنافس الشديد ، بين الأزهار المتأخرة ، والثمار المبكرة المتكونة ، وذلك للحصول على ثمار جيدة المواصفات ، من حيث اللون ، والطعم ، والحجم ، بإستخدام Dinitro ortho cresol (DNOC) . وعادة يفضل خف الأزهار ، عن خف الثمار الغير ناضجة ، وعدم الرش خلال فترة التزهير ، المبكرة ، حفاظاً على المحصول ، وألا يكون الخف جائراً .

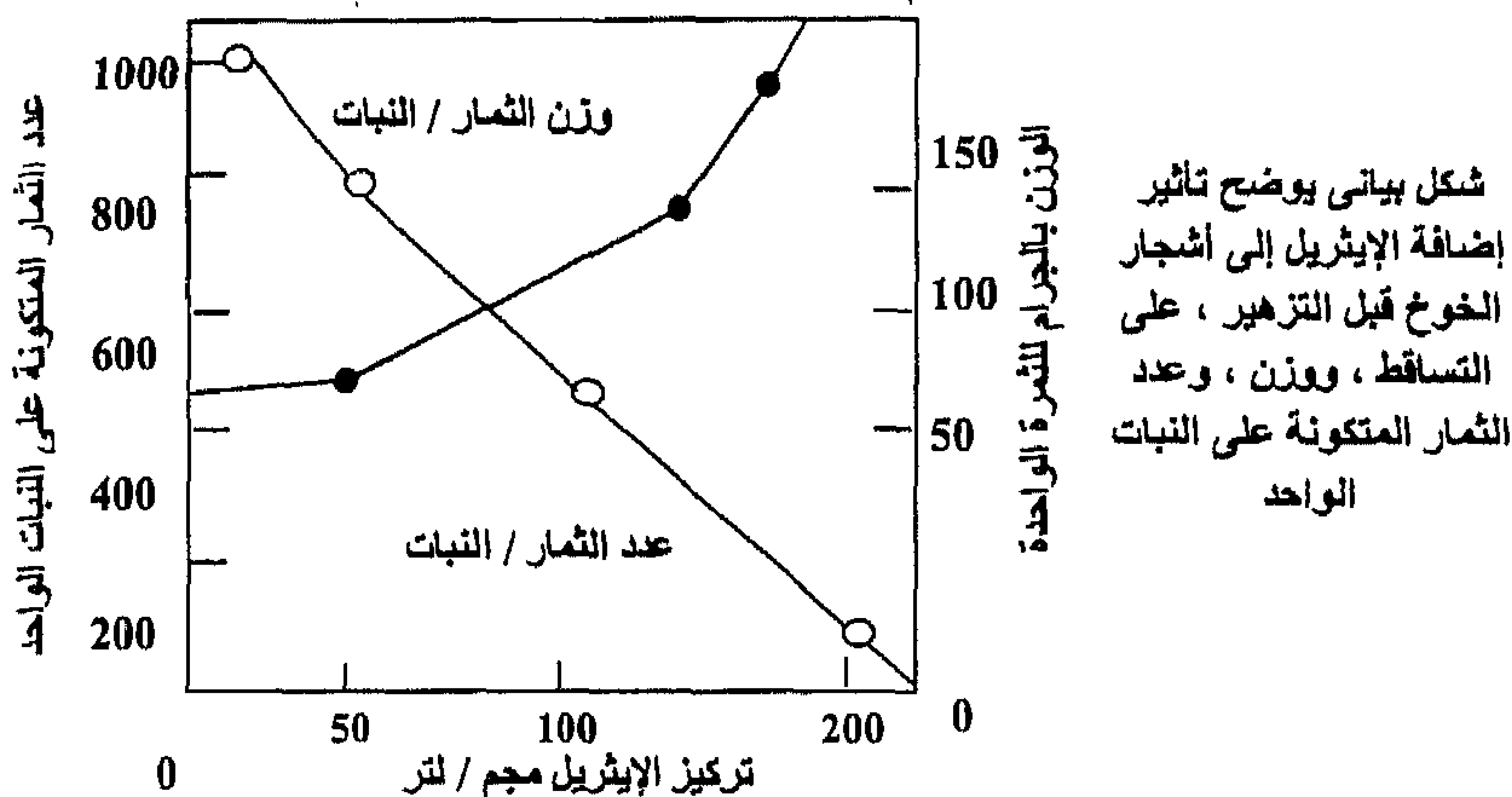
٥- أمكن تحفيز النمو الخضرى ، وخف كثافة التزهير ، فى النباتات الخشبية ، التى يكون فيها النمو الخضرى والزهرى متلازما ، بإستعمال الجبريلينات .

٦- أمكن تنظيم كثافة المحصول ، بعد التكوين التام للثمار ، بإزالة الثمار الضعيفة، غير كاملة التكوين ، فى الأطوار الأولى المبكرة ، كما فى التفاح ، والمشمش ، والعنب ، وغيره ، بإستعمال NAA ، NAD . وتعتمد نسبة الخف على درجة التركيز المستخدم ، فكلما زاد التركيز ، زادت درجة الخف . وكلما كان المحصول كثيفاً ، أستعمل درجة تركيز أكبر ، لزيادة نسبة الخف ، على أن يراعى النوع النباتى ، وظروف نموه البيئية .

٧- أمكن تفكيك عناقيد العنب المكتظة ، بإستخدام حمض الجبريليك ، رشا ، قبل تفتح الأزهار ، وتقليل تعفن الثمار ، الذى ينشط خلال مرحلة التحول ، وهبوب الرياح ، الموسمية ، ويرجع ذلك إلى زيادة استطالة العناقيد ، وتقليل كثافة تكوين الثمار ، مع زيادة إنتاج الأغصان ، والدبر الثمرية . كما أمكن تحقيق نفس الغرض ، بإستخدام NAD و NAA ، بعد التزهير ، وأثناء تكوين الثمار ، رشاً ، فى العنب ، كذلك .

٨- أمكن خف وتشجيع تساقط الثمار المتكونة ، وتفكيك ، أو تقليل ، كثافتها ، بإستعمال Ethephon ، والمورفاكتين Morphactin .

٩- أمكن تنظيم الثمار على أشجار الخوخ وخفها ، بإستخدام الإيثيريل ، وكان ذلك مصحوباً بزيادة حجم الثمار ، كما يوضحه الشكل .



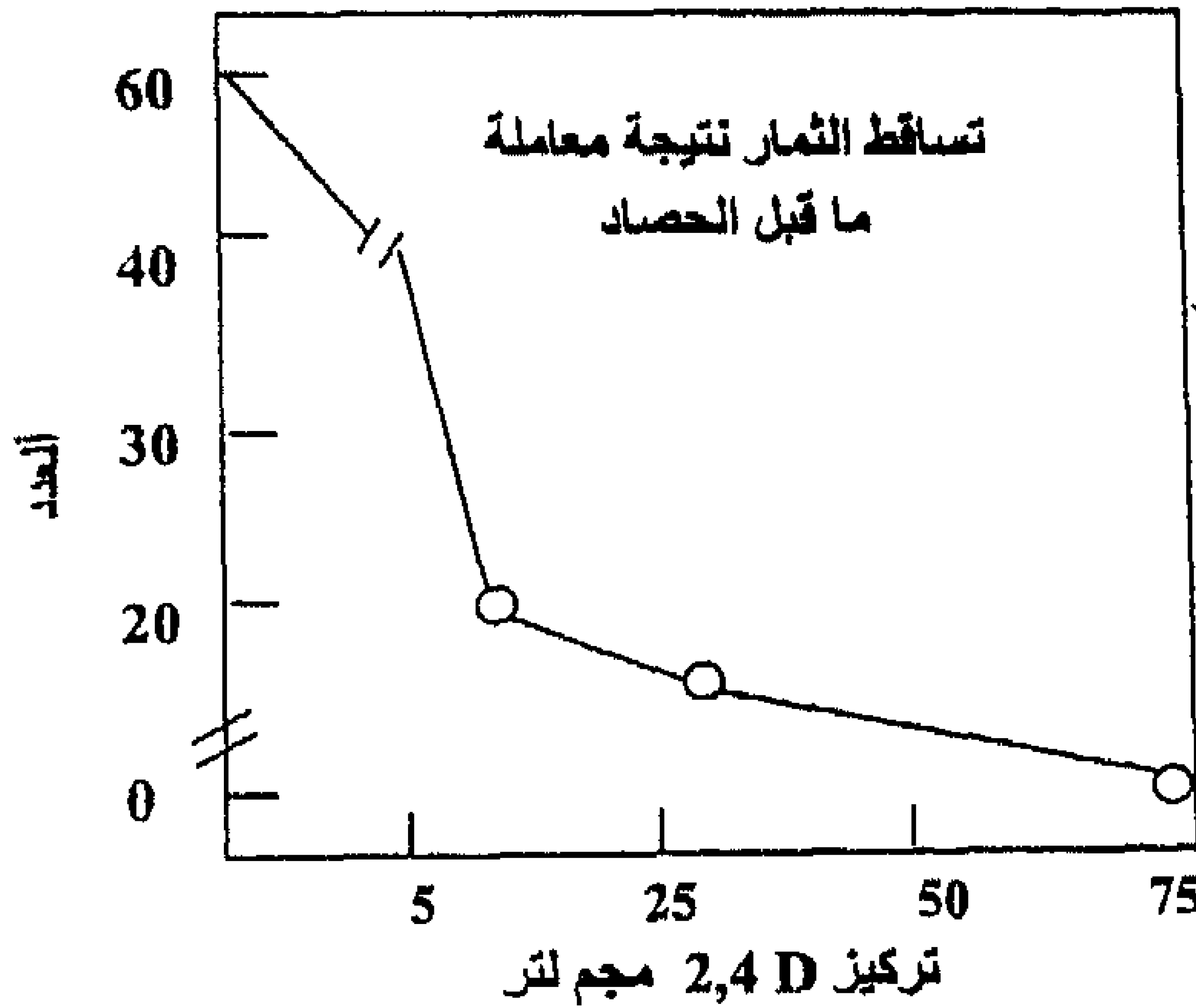
شكل بيانى يوضح تأثير إضافة الإيثريل إلى أشجار الخوخ قبل التزهير ، على التساقط ، ووزن ، وعدد الثمار المتكونة على النبات الواحد

ب- منع التساقط Abscission prevent :

لوحظ أن محتوى الأوكسين ، الداخلى ، فى الثمار ، ينخفض ، بدرجة كبيرة ، قبل الجنى مباشرة ، وهو ما يسبب السقوط المبكر لها . وقد أستغلت هذه الظاهرة الطبيعية ، تجارياً ، فى منع تساقط الثمار ، باستعمال الأوكسينات . والإبقاء عليها لمدة ، غير محدودة ، محمولة على الشجرة الأم ، لحين كامل نضجها ، وجمعها . وهو ما يزيد من قيمتها التجارية . ومن العجيب ، حقاً ، أن بعض الأوكسينات المستعملة لهذا الغرض ، هى نفسها التى تحفز سقوط الأزهار ، بعد تفتحها ، وقبل العقد ، وتكوين الثمار ، ومن أمثلة ذلك :

١- أمكن منع التساقط قبل ، وأثناء ، الجنى Preventing of preharvest fruit droup فى ثمار التفاح ، والكمثرى ، وغيرهما . يرش الأشجار المثمرة ، قبل توقع السقوط ، بيومين ، أو ثلاث ، بنفتالين حمض الخليك NAA ، أو أميداته ، أو 2.4.5 T ، مرة ، أو مرتين ، عند تركيزه 5 -10 جزء فى المليون ، والأخير أكثر ثباتاً . كما أمكن منع ذلك ، أيضا ، بإستخدام B9 عند تركيز 1000 – 2000 جزء فى المليون ، مع تحسين لون ، وطعم، الثمار، وزيادة فترة التخزين .

٢- أدت معاملة أشجار الموالح ، والعنب ، بالمركب الأوكسينى 2.4 D ، إلى منع تساقط الثمار ، فظلت باقية على الشجرة الأم ، لحين نضجها وجمعها . كما فى الشكل .



رسم بيانى يوضح تأثير إضافة 2,4 D على أشجار العنب قبل الحصاد على التساقط

٣- للتغلب على تبادل الحمل ، فى أشجار المانجو ، أدت المعاملة بالمركبات الأوكسينية D - 2.4 ، NAA ، إلى تخفيض معدل سقوط الثمار ، من 90 % إلى 20 % فقط ، فى الأطوار المختلفة للنمو ، وإعتمدت نسبة ذلك على الصنف المعامل ، والتركيز المستخدم ، وميعاد الرش .

٤- وجد أن التبكير بالرش ، يقلل من قوة تماسك الثمرة ، بالنبات الأم . فقد لوحظ أن رش أشجار التفاح ، والكمثرى ، والموالح ، والجوز ، بالآلار ، أو B9 ، NAA ، Ethaphon قبل الحصاد ، بأسبوعين ، بدلاً من يومين أو ثلاثة ، أدى إلى إبقاء الثمار على الشجرة الأم بقوة تماسك أقل بكثير ، مقارنة بالرش قبل الحصاد بيومين . حيث أمكن فصلها بسهولة ، كما أمكن إسقاطها بهز الأفرع الثمرية بشدة ، أو جمعها ميكانيكياً ، تجنباً للخدوش ، والتشوه ، والإصابة بالبكتريا ، والفطر وإنخفاض قيمتها الاقتصادية .

جـ - تنظيم نضج الثمار Regulation of fruits maturity and their ripenning

أمكن التغلب على قصر فترة النضج الزمنية ، ووفرة المحصول ، بالأسواق ، وإنخفاض أسعارها ، بتنظيم نضج الثمار ، إما بالتبكير ، أو بالتأخير ، مع إستخدام مواد النمو النباتية ، بدلاً من زراعة أصناف مبكرة ، وأخرى متأخرة ، فى ذات الحقل ، وإختلاف كل منهما ، فى العمليات الزراعية المختلفة . وهو أمر مستحب ، حيث يتم التخزين ، على شجرة الأم ، لحين تمام النضج . ويعتمد عمر تخزين الثمار ، على شجرة الأم ، وتبكير ، أو تأخير ، نضجها ، أو إيقافه ، مؤقتاً ، على الهرمون المستخدم، وتركيزه ، ومواعيد إضافته ، كما يعتمد على عدد الرشات المستخدمة ، والصنف النباتى .

١- تحفيز التبكير فى النضج Promotion of Ripening :

١- فى التفاح ، أمكن تبكير نضج الثمار بحوالى 2 -4 أسابيع ، عند رش الأشجار بالـــ B9 مقارنا بنباتات المقارنة أى الغير معاملة .

٢- فى العنب ، وجد أن معاملة الأشجار بالإيثافون ، أسرع من نضج الثمار وتحسين خواصها ، من ناحية الطعم ، واللون ، حيث زاد تركيز صبغة الأنتوسيانين الحمراء ، وكان ذلك مصحوباً بنقص الحموضة .

٣-فى التين ، صنف Calymyrna ، أدى رش الأشجار بالمركب الأوكسينى 2.4 . 5.T إلى تحفيز الثمار لبلوغ مرحلة النضج .

٤- فى الموز ، وجد أن المعاملة بالتدخين أو الإيثافون (وهو مصدر الإيثلين) أسرع من نضج ثمار الموز ، كما يسرع كربيد الكالسيوم ، وهو مصدر الاستيلين من نضج ثمار المانجو ، والموز أيضاً .

٥- فى الموالح ؛ يستعمل الإيثافون ، لإزالة لون الكلوروفيل الأخضر ، من الثمار الناضجة ، على الأشجار ، فتظهر الثمار بلونها الطبيعى المرغوب ، لظهور الكاروتينيدات المصاحبة .

٦-فى المانجو ، وجد أن معاملة ثمار المانجو ، الكاملة النمو ، الغير ناضجة ، والتى تم حصادها ، خلال مراحل تساقطها ، من الشجرة الأم ، بغمرها ، ولو لدقائق ، فى محاليل أوكسينية ، يسرع من نضجها .

٢- تأخير النضج Deley of Ripening

أمكن إطالة فترة التخزين ، وتأخير نضج ثمار التفاح ، والموز ، بتقليل معدل التنفس ، وذلك إما بتخزينها فى تركيز منخفض من الأوكسجين (2 -3 %) ، أو بزيادة تركيز CO_2 (15 – 30 %) أو منافسة الإيثيلين ، وذلك بمنع تجميع الإيثيلين المتصاعد ، من الثمار المخزنة ، وإمتصاصه ، بإستخدام الألومنيا alumina، أو السليكاجل Silicagel ، المشبعة ببرمجنات البوتاسيوم ، أو بأى مادة مناسبة أخرى . وهى المستخدمة ، تجارياً ، على نطاق واسع . وفى هذه الطريقة ، يتم إختزال برمنجات البوتاسيوم إلى أكسيد منجنيز ، وأكسدة الإيثيلين إلى إيثيلين جليكول . ويفضل عدم إستخدام ثانى أكسيد الكربون ، فى حالة التفاح ، حيث يدفع الثمار إلى الشيخوخة ، ويزول اللون ، المميز للثمار ، وتصبح عرضه للإصابة بمرض القلب البنى .

٢- يمكن إطالة فترة التخزين ، وتأخير نضج ثمار العنب ، والفراولة ، والبرقوق ، عند تخزينها في جو من ثانى أكسيد الكربون ، عند تركيز 15 – 30 % ، أو عند تركيز منخفض من الأوكسيجين (2-3 %) دون تأثير على صفات الثمار .

هذا . . ويمكن للتبريد (تحت درجة حرارة 10 - 12 م°) أن يحل محل ثانى أكسيد الكربون ، فى إطالة فترة التخزين ، لما له من أثر فى تثبيط معدل التنفس ، والنشاط الإنزيمى . وهى طريقة واسعة الإنتشار تجارياً .

٣- تقصير فترة الإثمار Sortcoming of fruiting peroid :

وجد أن رش نباتات الطماطم ، بالأثيفون Ethephone ، أوالـ B9 ، قلل من فترة النمو الخضرى ، وآخرّ فى التزهير ، والإثمار ، مع تقليص فترة الجنى الطويلة ، فى الطماطم ، إلى أسبوع ، أو أسبوعين ، فقط . وفى نفس الوقت ، أدت المعاملة إلى تحسين صفات الثمار ، من ناحية اللون ، والطعم ، وتناسق الحجم ، وهو ما يساعد فى جمعها ميكانيكياً .

ثانى عشر : إبادة الحشائش Weed Control

لا يستطيع أحد أن ينكر الأضرار الكبيرة ، التى تسببها الحشائش ، من خسائر إقتصاديه ؛ فهى تنافس المحاصيل الأساسية ، النامية معها ، فى التغذية ، والماء ، والضوء . وهى بيئة ، طبيعية ، مناسبة ، ومهيأة لحماية الحشرات ، وكعائل ، بديل ، لحاملات الفيروس ، والبكتيريا ، الممرضة ، والفطريات ، الضارة ، والكائنات الوبائية الأخرى ، وإذا نجحت فى النمو ، مع المحصول الأصلى ، إختلطت بذورها ، أو حبوبها ، مع المحصول الأصلى ، فتتلوثه بها ، وتصبح مختلطة بها ، فتقل قيمتها التجارية . ومن ثم لا تصلح للإستهلاك الآدمى ، أحياناً ، أوالحيوانى ، لأن البعض منها سام ، أضف إلى ذلك، ما تسببه النباتات الزهرية الطفيلية ، من القضاء على محصول النبات العائل نفسه ، وما تسببه الحشائش المائية ، التى تعرقل إنسياب ماء الرى ، وقد تسد القنوات ، والبرك ، وفقد ماء الرى ؛ مثل الألوديا ، وياسنت الماء *Potomogen* والهيدرا *Hudrella* و *Eichlornic* و *Salvinia* .

وللحشائش قدرة تنافسية ، عالية ، مع المحاصيل الأصلية ، فمعظمها نباتات برية الأصل ، ذات إنعزلات وراثية ، خاصة ، تكسبها ميزة بيئية ، تجعلها ناجحة ، وأكثر تكيفاً ، و مقاومة ، لمدى واسع ، من ظروف الإجهاد البيئية (مناخ و تربة) الغير

ملائمة ، مثل درجات الحرارة ، والجفاف ، والملوحة ، والغدق ، وغيرها ، علاوة على مقاومة الأمراض ، وتمتعها بدورة حياة قصيرة ، تنتشر بسرعة ، وفى وقت قصير. وهى تتكاثر خضرياً ، كما فى النباتات المائية ، بوسائل متعددة (الريزومات – الدرنات – الإبصال – الكورمات) ، وبذريا ، كما فى النباتات الأرضية ، وتنتهى بتكوين عدد كبير، ووفير ، من البذور ، والثمار ، الصغيرة الحجم ، والخفيفة الوزن ، سهلة الإنتشار . وهى بذور ساكنة ، غالباً ، وتبقى حية ، لفترة طويلة ، لحين توافر الظروف الملائمة ، لإنباتها ، وحياتها . وعلاوة على ذلك ، فقد حباها الله بقدرة كبيرة على التنبؤ ، والإستكشاف ، بالظروف البيئية المحيطة ، وتتأقلم ، سريعاً ، مع نمط ، وتاريخ حياة المحاصيل ، التى ترتبط بها ، وتتشابه معها فى السلوك .

وقد تطورت طرق مقاومة الحشائش ، وإستئصالها ، بدءً من العزيق Hoeing ، والإزالة باليد قديماً ، وحتى إستخدام الكيماويات ، خلال القرن التاسع عشر ، والتى ساد فيها إستخدام أملاح الحديد ، والنحاس ، وكلورات الصوديوم ، وحمض الكبريتيك. ثم أستبدل ذلك ، بمجموعة ، هائلة ، من منظمات النمو ، مع إكتشاف المركب الأوكسينى 2.4- D . وبمعرفة تركيبه الكيماوى ، أمكن تصنيع الكثير من مبيدات الأعشاب Herbicides ، تتباين فى تركيبها الكيماوى ، وتأثيراتها الفسيولوجية . علاوة على إختلاف صفتها الإختيارية . فخصص ، بعضها ، لمقاومة الحشائش ، ذات الأوراق العريضة ، وأخرى للحشائش ، ذات الأوراق الضيقة . كما خصص ، بعضها للنباتات العشبية ، وأخرى للنباتات المعمرة ، التى تتكاثر بالأعضاء التحت أرضية . كما إختلفت مبيدات الأعشاب ، بإختلاف طريقة تأثيرها . فعرف بعضها بمبيدات الحشائش التلامسية ، والأخرى بمبيدات الحشائش الجهازية ؛ أى المنتقلة نظاماً ، عبر الأنسجة الناقلة . ويشترط لظهور أثر المبيد ، وجوده فى الصورة الحرة . أما إذا تم إرتباطه ، يصبح أثره موضعياً ، حيثما توقف إنتشاره .

١ – مبيدات حشائش ملامسة Cantact herbicides

وهى مركبات كيماوية ، لا تنتقل للجهاز الوعائى ، سامة للخلايا الحية ، عند ملامستها ، سطحياً ، وتستخدم ، عادة ، لمقاومة الحشائش الحولية ، ولا تؤثر على الحشائش المعمرة ، والتى تتكاثر ، عادة ، بالأعضاء التحت أرضية ؛ مثل الريزومات ، والدرنات ، والكورمات ، والأبصال . وذلك لعدم قدرتها على الوصول إلى أنسجة

الجهاز الوعائى ، كما لا تؤثر على الأوراق المغطاة بطبقة كيوتيكل ، أو بطبقة شمعية، سميكة . وأكثر الأعضاء النباتية تأثراً هى القمم النامية .

٢- مبيدات حشائش جهازية Systemic herbicides

وهى مركبات كيماوية ، أكثر فعالية من سابقتها ، تمتصها الحشائش من التربة ، إذا عوملت بها ، أو تمتصها الأجزاء الهوائية ، عند رشها بها systemic . ويمكنها الإنتقال إلى الجهاز الوعائى ، حيث تنتقل عبر أنسجة الخشب ، واللحاء ، مع الماء ، والعصارة الهاضمة ، على الترتيب ، إلى باقى أعضاء النبات ، حتى وإن كانت تحت سطح التربة . وتعتمد قوة تأثير المبيد ، أو المركب القاتل ، على كميته ، التى تدخل النبات ، وتركيزه ، ومساحة سطح الأوراق . فكلما زادت الكمية ، والتركيز ، ومساحة الورقة ، كلما زاد الأثر القاتل للمبيد .

وعلى العموم ، فإن أوراق النجيليات ، وهى أوراق ضيقة ، شريطية ، منتصبة ، تحتفظ بكميات أقل من مبيدات الحشائش ، بالمقارنة بأوراق النباتات ذوات الفلقتين ، العريضة ، والمائلة ، خاصة أن بشرة أوراق ذوات الفلقة الواحدة ، تتميز بوجود زوائد البشرة المتباينة ، مثل الشعيرات الدقيقة ، التى تحول ، ولو جزئياً ، دون وصول المبيد إلى بشرتها ، بدرجة كافية . كما أن القمم النامية ، لذوات الفلقة الواحدة ، مغلفة ومختبئة ، فى غمد الورقة ، بينما هى فى ذوات الفلقتين ، مكشوفة ، وعارية ، ويلتصق بها المبيد بسهولة ، وينعكس ذلك على درجة الإبادة ، فهى ضعيفة ، للغاية ، فى الأولى ، وقاتله فى الثانية .

وتنتمى مبيدات الحشائش الفعالة ، عادة ، إلى المجموعات الآتية :

١- مركبات الفينوكس Phenoxy compounds . ٢- الترايازينات Triazines .

٣- مركبات اليوريا الإستبدالية Substituted urea .

٤- مركبات الأحماض العضوية الإليفاتية الكلورونية .

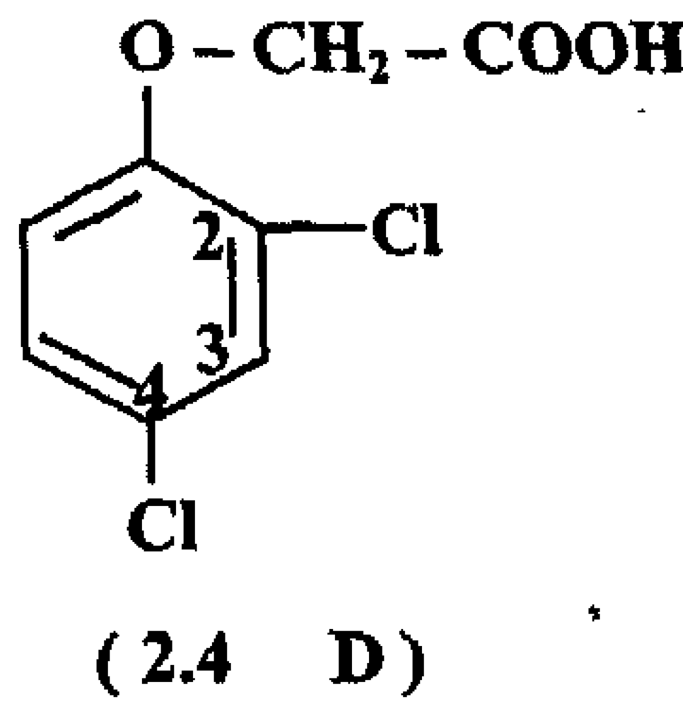
Chlorinated Aliphatic organic acid .

٥- مركبات Carbamated compounds .

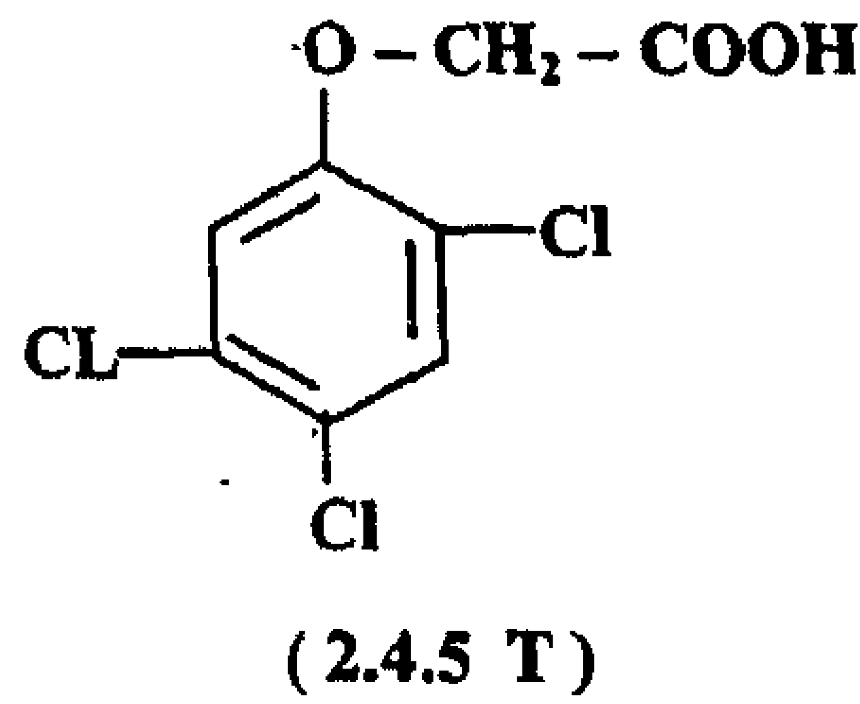
وكل من هذه المجموعات ، تضم المئات من المبيدات ، المصنعة كيماوياً ، للقضاء على الحشائش الضارة . وقد صاحب ذلك رواج تجارى كبير ، إلا أن أسلوب إضافتها ، وميكانيكيات تأثيراتها ، تحتاج لمزيد من الدراسة .

أولاً : مركبات الفينوكس Phenoxy Compounds

وهى أوكسينات فعالة ، جهازية ، نشطة ، لها صفة إنتقائية ، فى قتل الحشائش ، ذات الأوراق العريضة ، دون ذوات الفلقة الواحدة ، فهى مقاومة لتأثيرها السام . ويرجع ذلك لإختلافاتهما المورفولوجية ، والتشريحية ، والسلوك ، والفسيولوجة . ويمكن إستخدامها ، رشاً ، على النباتات ، أو إضافتها للتربة ، وأهم مركباتها ، تلك التى تتركب من حلقة فينول ، مع إستبدال واحدة أو أكثر ، من ذرات الهيدروجين ، بالكلورين ، فى أى من المواضع 5 , 4 , 2 كما فى 2.4 dichlorphenoxy acetic acid أو (2,4 . 5 . T) 2,4,5 trichlorphenoxy acetic acid ، و الأخير أكثر تأثيراً ، وفعالية من الأول ، وخاصة مع النباتات الخشبية المعمرة .



(2.4 D)

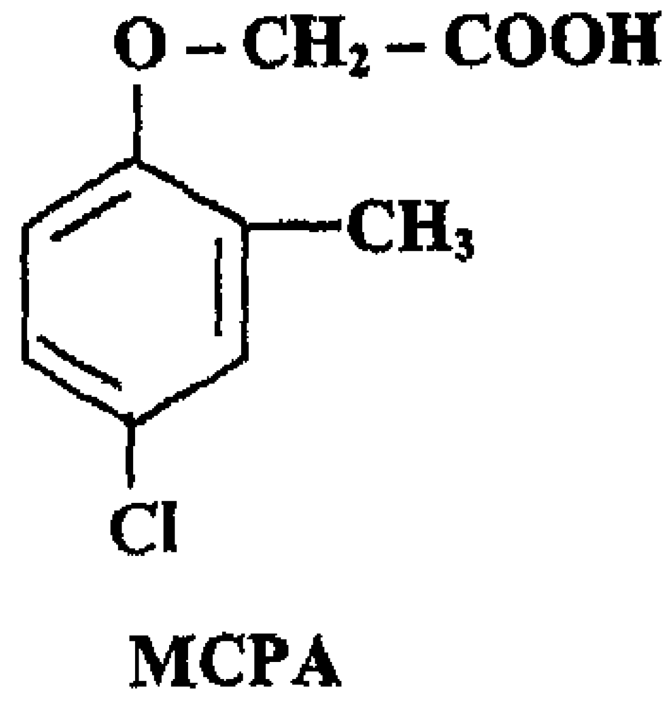


(2.4.5 T)

وتختلف مركبات الفينوكسى الأوكسينية ، فى تأثيرها عن الأوكسينات الإندولية . فالأولى سامة ، والثانية ليست كذلك . لأن النبات يملك آلية ، خاصة ، لإيقاف النشاط الإنزيمى لإندول حمض الخليك . بينما يفتقر لوجود الإنزيمات المحللة لمركبات الفينوكسى . كما أن الأولى تزيد من معدل التنفس ، وتثبط من معدل التخليق الضوئى، مع تحفيز الإنقسام الخلوى العشوائى ، وإستطالة الخلايا ، مع زيادة حجمها ، فتتكون كتلة خلوية ، غير منتظمة من الكالوس . كما تؤثر كثيراً فى الشكل الظاهرى ، والتركيبى ، للأوراق ، و الشماريخ الزهرية المعاملة ، فى كثير من الأنواع النباتية ، ثنائية الفلقة . ويكون ذلك مصحوباً ، غالباً ، بالموت البطىء . وربما يرجع ذلك ، إلى

قدرته على البقاء الدائم ، داخل الأنسجة النباتية ، دون تحلل ، لإفتقار مثل هذه النباتات، للنظام الإنزيمى ، اللازم لإيقاف نشاطه ، أو تحليله ، ونزع مجموعة الكربوكسيلية ، فى صورة ثانى أكسيد الكربون ، على عكس النباتات أحادية الفلقة ، وبعض أفراد قليلة من النباتات ثنائية الفلقة ؛ مثل العليق *Ribes satsvum* (blockberry) ، وأنواع من التفاح .

وأغلب مركبات الفينوكسى ، المصنعة تجارياً ، والمستخدمة كمبيدات حشائش، والفعالة فى قتل نباتات الأوراق العريضة ، هى المركبات التى تضم 2.4 D ومشتقاته ، لصفاته الكيماوية النشطة ، فيمكن أن يكوّن إسترات قد تكون ذائبة فى الماء ، كما يمكنها أن تكون أملاح ، مثل إتحادها مع أيونات الصوديوم ، أوالبوتاسيوم الموجبة ، أو قد تتحد مع الأمينات العضوية ، وهى أملاح ذائبة فى الماء ، قطبية ، وغير متطارة. أو قد تكون ذائبة فى الدهون ، مثل إتحاده مع مجاميع الكيلية، مثل الميثايل ، أو الإيثايل ، أو البيوتيل ، أوالأبزوبروبيل ، وتكوين الإسترات- المقابلة ، مثل ميثيل كلوروفينوكسى حمض الخليك Methyl chloro phenoxy acetic acid (MCPA) وفيه أستبدلت ذرة الكلورين، بالشق الإكليلى ، ميثايل ، على ذرة كربون رقم 2 . وهو مستخدم ، كثيراً ، كبديل للـ 2.4 D ، فى المحاصيل التى تتأثر به ، كالشوفان . وجميع الأملاح الإسترية ذائبة فى الدهون ، غير قطبية ، سريعة التطاير، أكثر فعالية ، ونشاطاً ، من الأملاح الإسترية الذائبة فى الماء ، وهى أسرع إنتشاراً ، ونفاذية ، لأغشية خلايا البشرة ، بسبب طبيعتها الدهنية .



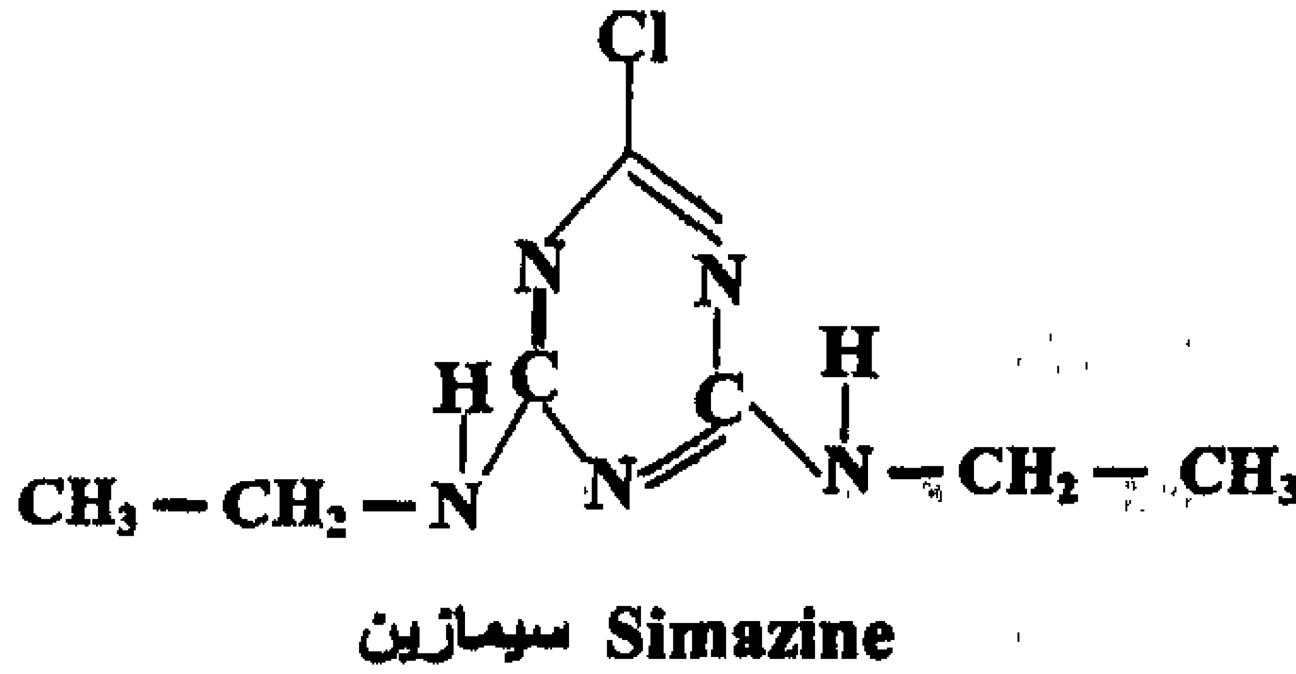
MCPA

فإذا أستخدمت مركبات الفيوكسى رشاً ، سلكت طريق الإنتشار ، والنفاذية ، حتى أنسجة اللحاء ، وسارت مع تيار العصارة المجهزة ، فى أنسجة اللحاء ، أما إذا أضيفت مركبات الفينوكسى إلى التربة ، ينتقل الجزء الممتص منها ، بمعرفة الجذور ، إلى أنسجة الخشب، ويسير مع تيار النتح . أما المتبقى فى التربة ، فسرعان ما يتحلل ،

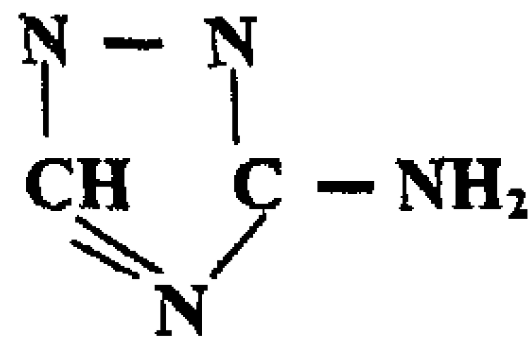
بمعرفة كائنات التربة الدقيقة ، ويساعد فى ذلك الظروف البيئة السائدة ، من رطوبة ، ودرجة حرارة ، ووجود ، أو عدم وجود ، المواد العضوية ، ومعقدات الإدمصاص .

وأهم الكائنات الدقيقة ، الفعالة ، فى تحليل مركبات الفينوكسى ، هى أجناس *Pseudomonas* ، *Flavobacterium* ، *Achromobacter* ، *Streptomyces* ، و فى وجود مثل هذه الكائنات ، وتحت الظروف المثلى ، غالبا ما تختفى مركبات 2.4 D ، خلال 3 -2 أسابيع ، حيث تتحلل إلى ثانى أكسيد الكربون ، وفينول ، أو ربما إلى 2 - 4 داى كلورفينول ، وهو ذائب فى الماء، يُصرف مع ماء الرشح .

ثانياً : الترايازينات Triazines



Simazine سيمازين

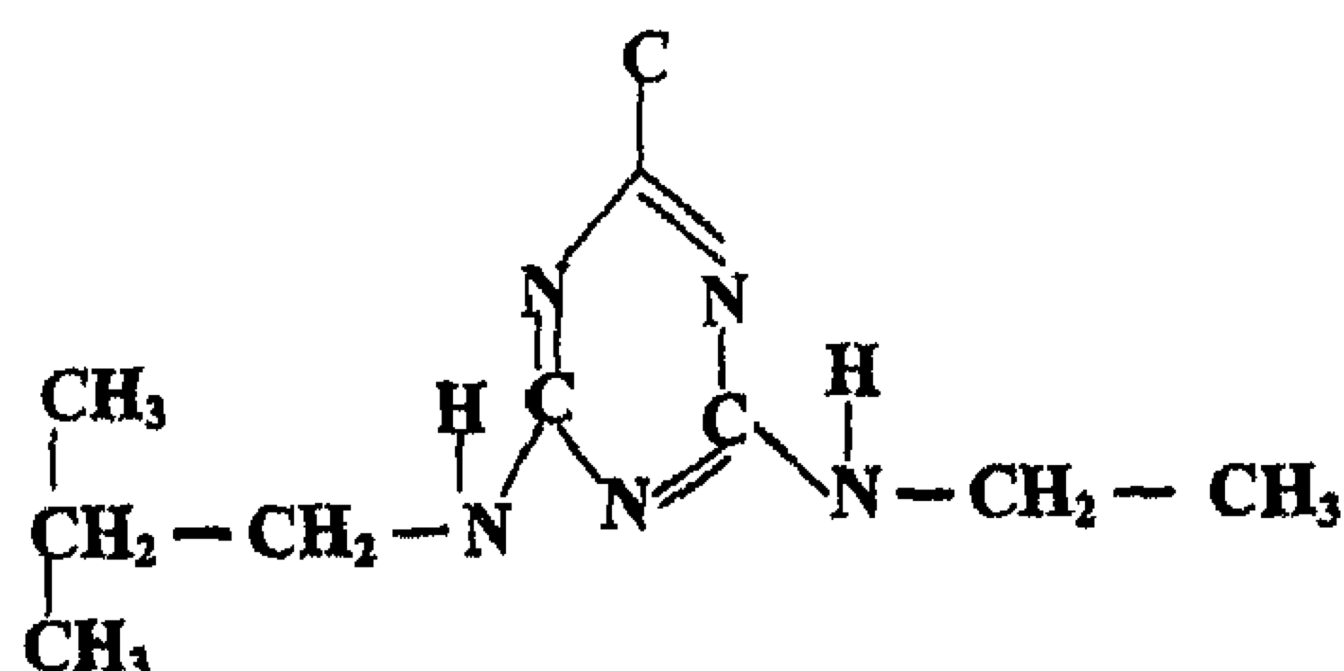


Amitrole أميترول

هى مركبات نيتروجينية ، صناعية ، سامة ، شحيحة الذوبان ، فى الماء ، والمذيبات العضوية ، تم تحضيرها لأغراض صناعية ، قبل ظهور مبيدات الحشائش ، ومن أمثلتها السيمازين Simazine ، و الأميترول Amitrole ، والإترازين Atrazine .

وعند إستخدام الترايازينات كمبيدات حشائش ، وجد أنها تفتقر لصفة الإختيارية ، على خلاف مركبات الفينوكسى ، فقد تؤثر على بعض النباتات ، دون غيرها . ويعتمد ذلك ، على درجة مقاومة النبات نفسه لها . وهى آلية غير معروفة ، على وجه الدقة ، فبعض الأجناس ، أو الأنواع ، النباتية ، تظهر مقاومة لسميتها ، مثل ، النجيليات ؛ كقصب السكر، والذرة ، على خلاف البعض الآخر ، فهو حساس ، مثل ، البقوليات ، والخبازيات ، كالقطن .

وقد وجد أن الإنتقاء ، أو درجة المقاومة ، ليست ذات علاقة بالإختلافات المورفولوجية ، أو التشريحية ، أو الفسيولوجية ، الخاصة بأنماط هذه النباتات .



أترازين Atrazine

فقد تتشابه الصفات التركيبية ، والفسيولوجية ، بين أفراد النوع ، أو الجنس الواحد . إلا أن بعض هذه الأفراد قد يكون حساساً ، والآخر مقاوماً . كما وجد أن الإنتقاء لا يعتمد ، أيضاً ، على أسلوب ، أو ميكانيكية ، تأثير هذه المركبات . فقد وجد أن معاملة النباتات المقاومة ، والحساسة ، بمركبات الترايازين ، تؤدى إلى زيادة معدل التنفس ، وتثبيط عمليات التخليق الضوئى ، وتخليق النشا ، سواء فى الضوء أو الظلام ، وبدرجة متشابهة . كما تثبط من معدل إمتصاص ، وإنتقال ، المواد الغذائية ، فى الحالتين. وهو ما تؤكده التجارب التى أستخدم فيها الكربون المشع .

وتدل نتائج التجارب ، التى أجريت على البلاستيدات الخضراء ، المعزولة ، أن الترايازينات تؤثر على مرحلة التفاعل الظلامى (إختزال ثانى أكسيد الكربون) ، والضوئى (دورات الفسفرة ، والتحليل الضوئى لجزئ الماء) على حد سواء . فوجود مركبات الترايازين ، تمنع ، أو تعيق ، تماماً ، تصاعد الأوكسيجين ، كناتج ثانوى ، فى عملية التخليق الضوئى ، وهو تفاعل هيل Hill Reaction ، كما يثبط من تخليق الجزيئات الفوسفاتية عالية الطاقة ATP ، وإختزال ثانى أكسيد الكربون ، إلى كربوهيدرات ، لا يتم إلا بوجودها ، وهما يمثلان القوى الممثلة Assimilatory power فى النبات .

ويرى البعض ، أن تأثير مركبات الترايازين لا تؤثر على دورة الفسفرة الضوئية الدائرية ، ولكنها تؤثر سلبياً ، فقط ، على الدورة اللادائرية ، وما يصاحبها من تخليق جزيئات ATP ، و قرائن إنزيمات مختزلة $NADPH + H^+$ ، لازمة لإختزال ثانى أكسيد الكربون ، إلى كربوهيدرات . ويؤكد ذلك الرأى ، إمكانية إنعكاس التأثير ، بإضافة الجلوكوز . إضافة إلى أن تأثيراتها السامة ، على النبات ، تكون أكثر

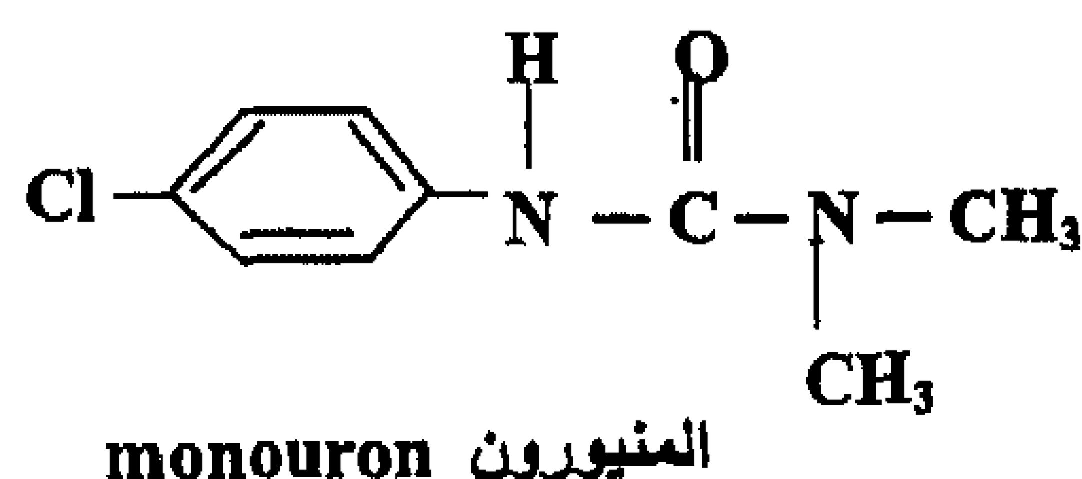
وضوحاً، فى الضوء ، عنه فى الظلام ، مع تطابق درجة السمية المثلى لهذه المركبات، مع الإمتصاص الأمثل للكلوروفيلات .

وتضاف الترايازينات كمبيدات حشائشية إلى التربة ، حيث تظل على الطبقة السطحية لها ، لكونها شحيحة الذوبان فى الماء ، فهى تباع ، تجارياً ، كمسحوق قابل للتبلل ، أو كمعلقات مركزة . وبمرور الوقت ، يدمص جزء منها على معقدات الإدمصاص فى التربة ، وهى تطلقها تدريجياً . أما الجزء الأكبر ، فيظل فى الطبقة السطحية للتربة ، ولهذا تظهر سميتها مع الأنواع النباتية ذات الجذور السطحية ، وهى الوحيدة الحساسة لهذه المبيدات ، وخاصة فى وجود الضوء ، بينما لا تظهر السمية على الأنواع ذات الجذور الوتدية ، العميقة ، ولا تتأثر بوجودها .

ثالثاً : مركبات اليوريا الإستبدالية Substituted urea compounds

مع إكتشاف اليوريا ($O=C\langle^{NH_2}_{NH_2}$) كسماد نيتروجينى هام ، وجد أن استبدال إحدى ذرات الهيدروجين ، فى مجموعة الأمونيا ، بأى مجموعة فعالة ، مثل حلقة بنزين ، تكسبها أثراً ساماً ، يمكن إستخدامه كمبيد حشائش . وتزداد درجة السمية ، إذا تم إستبدال ذرة هيدروجين ، أو أكثر ، بالكلور ، على حلقة البنزين . ولهذا أكتشف عدة مئات من مركبات اليوريا الإستبدالية ، ذات نفس الغرض . وأكثر هذه المركبات إنتشاراً ، والمستخدمة كمبيد حشائش ، هى ما يلى :

١- **monouron**

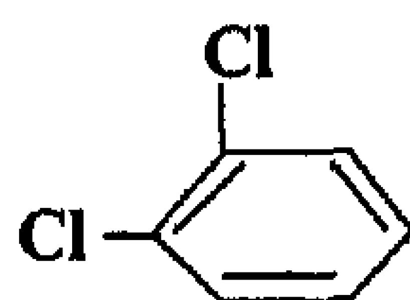


monouron المنيورون

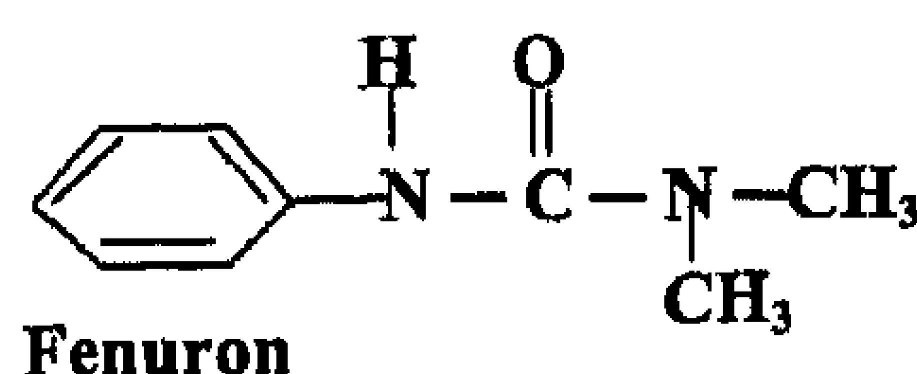
٢- **Duiron**

٣- **Neburon**

٤- **Fenuron**



Duiron



Fenuron

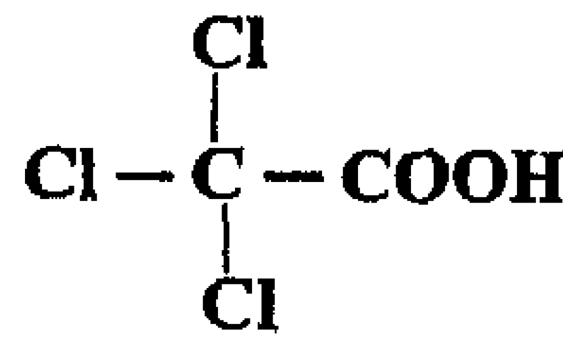
وجميعها مركبات شحيحة الذوبان فى الماء ، والمذيبات العضوية ، لها صفة الإختيارية ، حيث تؤثر على بعض النباتات ، دون غيرها ، طبقاً لسلوكها الفسيولوجى ، وتضاف . هذه المركبات ، للتربة ، حيث تسوق تجارياً – كما قلنا – كمسحوق ، أو كحبيبات ، قابلة للتبلل ، أو كمعلق مركز ، فيتم تثبيت جزء منها على معقدات الإدمصاص ، وينتشر جزء ، قليل ، منها فى الطبقة المستحرثة . ويمتصها النبات عن طريق المجموع الجذرى ، وتسير مع تيار النتح ، فى نسيج الخشب ، إلى أن تصل للأوراق ، وهى مراكز تأثيرها السام . فإذا كانت النباتات تحتوى على المعقد الإنزيمى اللازم لتحليلها ، فإنها سرعان ما تتحلل ، وتفقد سميتها ، وتأثيراتها . أما إذا كانت النباتات غير قادرة على تحليلها ، فسرعان ما يظهر أثرها السام ، والمميت . والإختلاف الفسيولوجى ، فى الحالتين ، هو العامل المحدد لصفة الإختيارية .

وتتشابه آلية عمل مركبات اليوريا الإستبدالية ، مع آلية الترايازينات ، من حيث تأثيرها المثبط على معدل سير تفاعلات عمليات التخليق الضوئى ، وخاصة تفاعلات الفسفرة الضوئية اللادائرية . فإذا عوملت التربة بالمينورون ، أو الدايرون ، مثلاً ، وتم إمتصاصه بالجذور ، وإنتقاله إلى أوراق نباتات مقاومة لها ؛ مثل ، فول الصويا ، والقطن ، والذرة ، فإنه سرعان ما يتحلل إنزيمياً ، وبسرعة ، من خلال التحولات الغذائية ، وتحت تأثير المعقد الإنزيمى اللازم لذلك ، وتتحرر مجموعة ميثايل ، كما ثبت بإستخدام الكربون المشع ^{14}C ، ويفقد المبيد خواصه السامة . وعلى العكس من ذلك ، فلا تملك أوراق النباتات الحساسة هذا النظام الإنزيمى . وهو الإختلاف الفسيولوجى المسبب لهلاكها ، وموتها ، بوجود مثل هذه المركبات .

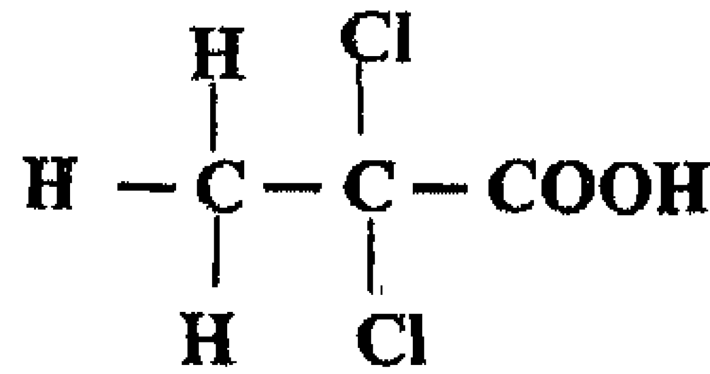
ومن ناحية أخرى ، فإن النباتات المقاومة ، قد تملك قدرة على ربط ، أو إتحاد ، المبيد المستخدم ، مع أى من الجزيئات الحيوية الفعالة ، داخل النبات . فيتكون معقدات، غير قادرة على الإنتقال ، إلى الأوراق . ويبدو أن هذه الخاصية ، ذات علاقة بالإنفاذ الإختيارى ، للأغشية السيتوبلازمية .

ومن الجدير بالذكر ، أن مركبات اليوريا الإستبدالية ، لا تنتقل خلال أنسجة اللحاء الحية ، ولذا لا تستخدم رشاً ، على المجموع الخضرى ، وإنما تستخدم بشكل مضاف إلى بيئة نمو النبات .

رابعاً : الأحماض الأليفاتية المكلورة أو الإستبدالية Chlorinated organic aliphatic acid or substituted



Trichloro acetic acid



Dichloro propunic acid

(Dalapon)

الأفراد الأولى من الأحماض الأليفاتية ؛ مثل أحماض الفورميك ، والخليك ، والبيوتريك ، لا تظهر سمية واضحة على النباتات المعاملة . وقد وجد أن إستبدال إحدى ذرات الهيدروجين بها ، بأيون هالوجينى ، مثل الكلور ، تعطى مركبات مكلورة ، ثابتة ، لها أثر سام ، و مميت ، على النباتات ، التى تعامل بها ، ويمكن إستخدامها كمبيدات حشائش جهازية ، وإنتقائية ، أو إختيارية .

وبالمقارنة بين هذه الأحماض ، فقد وجد أنه كلما زاد طول السلسلة ، كلما زادت السمية ، وكلما زادت عدد ذرات الكلور الإستبدالية ، كلما زادت السمية أيضاً . وعلى ذلك ، يكون ثلاثى كلوروحمض الخليك ، أكثر سمية من ثنائى كلوروحمض الخليك . كما يكون ثنائى كلوروحمض البروبيونيك ، وإسمه التجارى Dalapon . أكثر سمية من ثلاثى كلوروحمض الخليك .

والمركبات الأكثر شيوعاً ، فى الاستخدام ، كمبيد حشائش ، هى تراى كلورو حمض الخليك ، وداى كلورو بروبيونيك أسد . فكلاً منهما ، مبيد سام ، قوى ، للحشائش الحولية ، والمعمرة ، ولهما صفة إنتقائية ، أو اختيارية ، سهلة الذوبان ، فى الماء . لذا تستخدم رشاً ، على المجموع الخضرى ، ولا تضاف للتربة ، لسهولة ذوبانها فى ماء الرى ، أو المطر ، و الفقد ، عن طريق الرشح ، فى ماء الصرف ، إضافة إلى ضعف قدرتها الإدمصاصة ، على الأسطح الفعالة ، لمعقدات الإدمصاص ، بالتربة ، و سهولة تحليلها ، بفعل كائنات التربة ، إلى أحماض عضوية ، تستخدمها كمصدر لطاقتها ، مع تحرير الهالوجين المستبدل وتطايره .

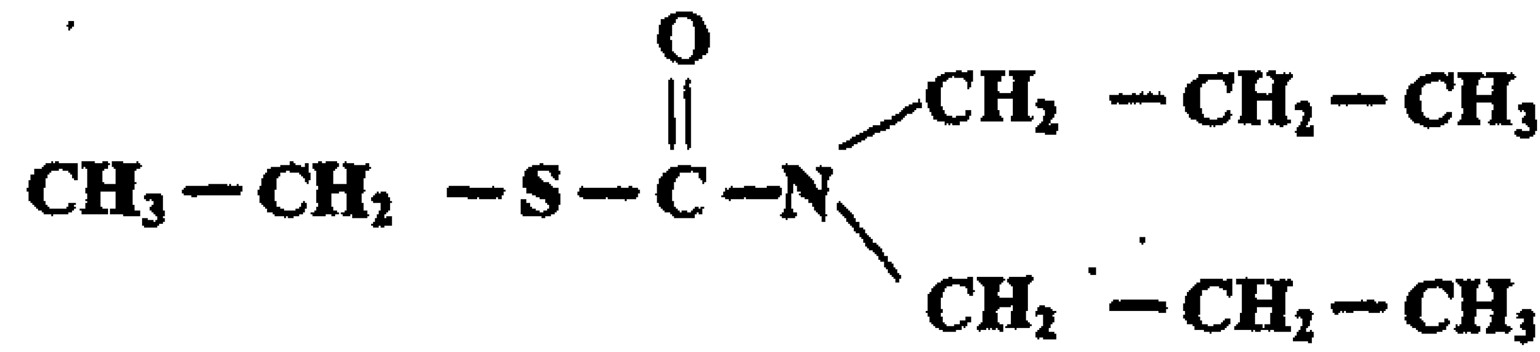
وترجع الإختيارية ، لهذه المبيدات ، إلى إختلاف السلوك الفسيولوجى ، وليس التركيبى ، بين النباتات ، فكما قلنا ، هى مبيدات جهازية ، أى عند استخدامها رشاً ، تلعب نفاذية الأغشية الخلوية ، دوراً فى إنفاذها إختيارياً ، فإذا إستطاعت النفاذ ، ظهر أثرها الفسيولوجى السام ، بعد إنتقالها إلى أنسجة اللحاء ، وتحركها تجاه مراكز التأثير. وإذا لم تستطيع ، فشلت فى الإبادة .

ويبدو أن آلية عمل مثل هذه المركبات تتم من خلال قدرتها الفائقة على ترسيب البروتينات ، ويؤكد ذلك ، الإستخدام الشائع لتراى كلوروحمض الخليك TCAA معمليا ، لترسيب البروتينات ، وككاشف عام لها . ويرى البعض ، أن آلية عمل هذه المبيدات تتباين ، بتباين نوع المبيد ، المستخدم ، فهى ليست آلية واحدة . فعلى سبيل المثال ، وجد أن آلية عمل مركب 2.3 di chlora isobuteric (FW 450) ، وهو مبيد جهازى أيضاً ، تتم من خلال تأثيره على الزهرة ، وهى مركز التأثير الخاص به ، فيحيلها إلى زهرة عقيمة ، حيث يقضى على الأمشاج المذكرة . بينما ثلاثى كلورو حمض الخليك 2,3,5 tri chloro acetic acid (الدالابون Dalapon) سهل الحركة ، ويتراكم فى حبوب القمح ، ويستمر كذلك لثلاث أجيال متتالية .

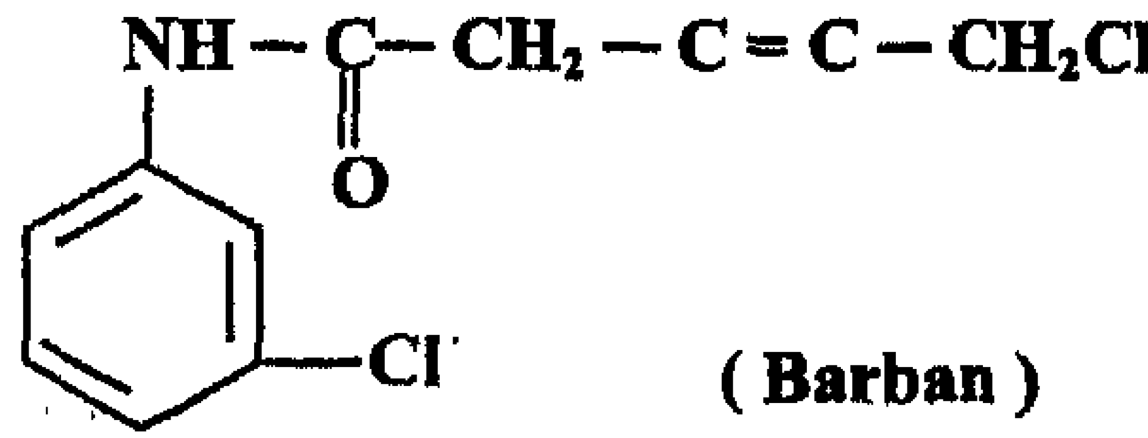
خامساً : مركبات الكرباماتات Carbamates compounds

وهى مجموعة مركبات كيميائية مختلفة ، وعديدة ، مشتقة من حمض الكرباميك NH_2 COOH ، وقد يدخل فى تركيب بعضها الكبريت ، والهالوجينات ، أو أيهما ، وهى إنتقائية ، أو إختيارية ، حملت أسماء تجارية عديدة ، مثل : EPTC ، CIPC ، وباربان Barban ، وباراكويت Paraquet ، الأندوثال Endothale ، البيكورام Pichoram، والأميترول Amitrole ، إضافة إلى الثيوكاربامات Thiocarpamates وغيرها . وقد أستخدمت هذه المركبات كمبيدات حشائش ، متخصصة ، لإبادة النباتات ذات الأوراق العريضة ، بالملامسة ، وخاصة المقاومة للمركب الأوكسينى 2.4 D . وتستعمل مثل هذه المركبات قبل ظهور الحشائش ، فى التربة ، حيث تعامل البذور ، قبل الزراعة بها ، فتمتصها البادرات ، أثناء الإنبات ، ويبدو أن آلية الإختيار غير معروفة ، تماماً ، حيث يظهر صفة المقاومة ، والحساسية ، للمبيد المستخدم ، فى

نباتات من نفس الجنس ، أو النوع ، إلا أن جميع الكربامانات تشترك فى تأثيرها السلبى ، على تكوين ، أو تخليق ، الأحماض النووية RNA و DNA .



(EPTC)



(Barban)

وتتميز النباتات المقاومة ، بإمكانية تحليل هذه المركبات ، فقد وجد أن معاملة البرسيم بمركب EPTC الكارباماتى ، يمكنه أن يتحلل ، إلى ثانى أكسيد الكربون ، وداى الكيل أمين di alkyl amine ، وميركابتان Mercaptan . كما يمكن للكائنات الدقيقة ، بالتربة ، تحليل مركبات Thiocaramates ، وبسرعة .

إختيارية مبيدات الأعشاب Selectivity of herbicides

يعتمد إختيار مبيد الحشائش الفعال ، على نوع المبيد المستخدم ، وتركيبه الكيماوى ، ودرجة تركيزه ، وميكانيكية تأثيره ، وطريقة إستخدامه ، على التربة ، أو رشاً على النبات ، ودرجة ثباته فى التربة ، و الظروف البيئية المحيطة ، من درجة حرارة ، و رطوبة ، وضوء بالإضافة إلى نوع النبات المعامل ، وشكل ، وطبيعة ، وترتيب ، ومساحة أوراقه ، وتركيب بشرتها ، وتوزيع الثغور بها ، ونوع زوائد البشرة ، وتركيبها ، وسمك طبقة الكيوتيكل ، وغيرها من العوامل .

ورغم ذلك ، فلا يوجد ما يطلق عليه المبيد المثالى للحشائش ، الذى يتناسب مع جميع النباتات ، فالإختيار هنا نسبى ، يجب أن يتواءم مع الغرض من إستخدامه ، دون إحداث ضرر ، للمحصول النامى ، الأساسى . وهو أمر صعب ، للغاية ، خاصة إذا كان كل من النبات النامى ، الأساسى ، والحشائش المصاحبة ، متشابهة ، من الناحية

التركيبية ، أوالشكلية ، أوالوظائفية ؛ كالنجيليات . أما إذا كان النبات الأصلى والحشائش ، المرافقة ، ينتميان إلى مجموعتين مختلفتين ، كأن يكون أحدهما أحادى الفلقة ، والثانى ثنائى الفلقة ، فهو يسهّل ، كثيراً ، عملية الإختيار . وبهذا يمكن قتل الحشائش ذات الأوراق العريضة ، المنتشرة ، فى حقول النجيليات ، دون التأثير على المحصول الرئيسى . ويساعد فى ذلك ، وجود الخلايا الحية للكامبيوم ، وأشعة الحزم الوعائية فى الحشائش ، ثنائية الفلقة ، وعدم وجودها فى النجيليات . وهى إختلافات تشريحية هامة ، تستغل فى الإختيار ، وتجعل الأولى (ذوات الأوراق العريضة) حساسة ، والثانية (الأوراق الضيقة) مقاومة لأثر المبيد .

وتفيد الإختلافات التشريحية ، و الفسيولوجية ، والصفات الوراثية ، بين النبات المنزرع ومرافقية ، من الحشائش الضارة ، فى إختيار المبيد الفعال . فنباتات ذوات الفلقتين ، مقاومة لأثر المبيد D- 2.4 β ، على عكس النجيليات ، وذوات الفلقة الواحدة الأخرى ، فهى حساسة . ويرجع السبب فى ذلك ، إلى الإختلافات التشريحية ، والفسيولوجية ، فيها . فالحزم الوعائية فى ذوات الفلقتين ، تحاط بغلات من خلايا إسكلرنكمية Sclerenchymatous cells ، وربما يعمل ذلك على حماية خلايا نسيج اللحاء ؛ وهى خلايا حية ، حساسة للمبيد . كما أن نباتات ذوات الفلقتين ، من الناحية الفسيولوجية ، لا تحتوى خلاياها على الإنزيمات اللازمة لتحويل D -2-4- β الغير سامة ، إلى D , 2.4 السام ، على عكس الأعشاب الضارة ، التى تحتوى عليها ، والتى تحفز تغيير الصورة الغير سامة إلى سامة .

كما وجد ، أيضا ، أن الذرة ، وقصب السكر ، لا يتأثران بمبيدات الحشائش ، لإحتوائهما على إنزيم Zimazinase ، الذى يحفز تحويل الصورة السامة ، إلى صورة غير سامة ، وهى آلية يفتقر إليها الحشائش الضارة .

إنتقاء موعد المعاملة Timing of treatment

تعتمد حساسية النبات للمبيد المستخدم ، بدرجة كبيرة ، على العمر الفسيولوجى للنبات . فكلما كان العمر صغيراً ، كلما كان تأثير المبيد القاتل أكبر ، بالمقارنة عند نفس التركيز ، لذات المبيد ، بالنبات الأكبر سناً . وهو ما يشير إلى أهمية إختيار ، أو إنتقاء ، زمن إضافة المبيد ، على أن يراعى دراسة سلوك ، وطريقة نمو ، النبات

الأصلى ، والحشائش المرافقة . فعادة تُسارع بذور الحشائش إلى الإنبات مبكراً ، عن المحصول المنزرع الأصلى . فإذا ما كان ذلك ، يستخدم المبيد فور إنبات بذور الحشائش ، وقبل إنبات بذور ، أو حبوب ، النبات المنزرع الأصلى . أما إذا كان السلوك متشابهاً ، بين المرافقين ، يختار زمن الإضافة عندما يكون المحصول الأصلى مقاوماً، بينما الحشائش الضارة حساسة . ومن أمثلة ذلك ، يستخدم مبيد الحشائش 2.4 D فى حقول القمح ، عند تمام تكوين الورقة الرابعة ، أو الخامسة ، وهو العمر الفسيولوجى الذى يكون فيه القمح مقاوم ، بدرجة كبيرة ، والحشائش المرافقة ، حساسة للمبيد .

طريقة الإضافة والجرعة المستخدمة Formulation and Dosage

مبيدات الحشائش مواد سامة ، يجب الحذر عند تداولها ، وعند إستعمالها . وعادة ، تباع ، فى الأسواق بشكل مساحيق ، أو حبيبات صلبة ، أو محاليل ، سائلة حقيقية ، أو مستحلبة ، أو غروانية ، مضافاً إليها مواد خاملة ، لخفض درجة تركيز المادة الفعالة السامة ، حتى يسهل تداولها ، بشكل آمن ، ولو جزئياً ، كما يضاف إليها ، عادة ، بعض العناصر المنشطة ، ومادة ، أو أكثر ، ناشرة ؛ حتى تساعد على خفض قيمة التوتر السطحى بينهما وبين سطح النبات ، وهو ما يساعد على سهولة إنتشارها ، وتغطيتها لسطح الأوراق ، وما يصاحب ذلك من زيادة سطح الإمتصاص .

ومن الضرورى إضافة التركيز المناسب ، فى المواعيد المحددة ، وبالطريقة الموصى بها ، ويتم ذلك ، عادة ، إما إلى التربة مباشرة ، أو رشاً ، على المجموع الخضرى ، قبل ، أو بعد ، الإزهار ، فالتركيز المنخفض عديم الفعالية فى قتل الحشائش ، بينما إستخدام التركيز المرتفع ، عن التركيز الموصى به ، يسبب ضرراً بالمحصول المنزرع ، وربما يقتل خلايا اللحاء بسرعة ، فيقل إنتقالها ، وفعاليتها ، مع أعضائها التكاثرية ، تحت سطح التربة .

وتمتص النباتات مبيدات الحشائش المضافة للتربة ، إمتصاصاً نشطاً ، عن طريق مجموعها الجذرى . وتعتبر منطقة الإستطالة أعلى منطقة ، من مناطق قمة الجذر الخمسة ، إمتصاصاً لها ، ويتشابه فى ذلك ، مع إمتصاص أيونات العناصر الغذائية ،

الإمتصاص النشط ، ثم تسير مع تيار النتح ، وبسرعة ، خلال أوعية ، وقصيبات ، الخشب محدثة أثرها الفسيولوجى .

أما إذا استخدمت المبيدات رشاً ، على المجموع الخضرى ، فإن النبات يمتصها عبر فتحات الثغور ، أو من خلال نسيج البشرة . ويعتمد كمية المبيد الممتص ، على درجة تركيزه ، وكميتة ، وتركيب الأوراق ، ومساحتها الخضرية ، وتوزيع الثغور على جانبها ، ووجود أو عدم وجود ، طبقة الأدمة ، وسمكها ، كما تعتمد على نوع الزوائد ، ودرجة إنتشارها ، على سطح الورقة .

والمبيدات القابلة للذوبان فى الدهون ، يمكنها الذوبان فى دهون طبقة الأدمة ، إن وجدت، مخترقة بذلك ، طبقة خلايا البشرة . أما المبيدات القطبية ، فبالرغم من ذوبانها فى الماء ، إلا أن درجة إنتشارها ، ونفاذيتها ، عبر الأغشية الخلوية ، لطبقة البشرة ، تعتبر بطيئة نسبياً ، فى جميع الأحوال ، مقارنة بالمبيدات الذائبة فى الدهون . وتعتمد درجة نفاذيتها ، على درجة تركيز أيون الهيدروجين . فكلما كان الوسط حامضياً ، زاد معدل نفاذيتها . وعلى سبيل المثال ، وجد أن أملاح الصوديوم لمبيد الحشائش 2.4 , D ، تخترق الأدمة بسهولة ، فى الوسط الحامض ، أى عند درجة تركيز ايون هيدروجين مرتفعة (pH منخفضة) حيث أنها قابلة للتأين ، وينتج عنه ، حمض حر ، وبذلك يسهل دخول المركبات القطبية ، خلال الوسط المستمر ونفاذها ، عبر أغشية طبقة البشرة . وبنفاذها ، تستمر فى الإنتشار ، حتى الوصول إلى الجهاز الوعائى ، فتتحرك مع حركة نواتج الأيض ، فى نسيج اللحاء ، ومع حركة العصارة الخشبية ، فى نسيج الخشب ، وصولاً إلى الجذر ، أو القمم النامية ، وأعضاء التخزين .

الأثر المتبقى لمبيدات الحشائش(Rosedual effects of herbicides (Persistence

يتناقص تركيز مبيدات الحشائش ، المضافة للتربة ، تدريجياً ، بفعل واحد ، أو أكثر ، **من العوامل الآتية :**

١) الامتصاص بمعرفة النبات .(٢) الغسيل مع ماء الرى أوالمطر . (٣) الإدمصاص على الأسطح الفعالة لحبيبات التربة ، وخاصة الطين ، والحبيبات الغروية.(٤) التحلل ، الإنزيمى بواسطة كائنات التربة . (٥) الفقد بالتبخير ؛ إذا كانت المبيدات المستخدمة من النوع المتطاير ، مثل استر D - 2,4.

وللمبيدات المستخدمة أثر متبقى تراكمي ، ويعتمد درجة بقاء المبيد على نوع المبيد ، ودرجة تحلله ، وطريقة إضافته ، ونوع التربة ، النامى بها النبات ، ونوع النبات ، وتاريخ إضافته ، ودرجة كثافة ، ونوع ، أحياء التربة ، علاوة على الظروف البيئية .

ثالث عشر : تربية النبات Plant breeding

إن من أهم أغراض تربية النبات ، هو الحصول على هجن قوية ، ذات صفات مرغوب فيها ، كمقاومة الأمراض ، وتحمل الظروف البيئية الغير ملائمة ، كالجفاف ، والملوحة ، أو إرتفاع إنتاجيتها . ومن الطرق التقليدية المستخدمة ، هو إزالة متوك الأزهار ، لمنع التلقيح الذاتى ، وإجرائه يدوياً ، بإستخدام حبوب لقاح ، تتصف آباؤها بالصفة المرغوبة ، فى الهجين الناتج . ولطريقة التلقيح يدوياً ، صعوبات عديدة ، رغم دقتها ، منها التنافر incompatibility أو التضارب ، وعدم القابلية بين أعضاء التذكير والتأنيث ، فى الأصناف ، أو الأنواع ، المستخدمة ، للحصول على الهجين المطلوب ، مما ينشأ عنه انخفاض نسبة الأزهار الملقحة ، وإنفصال ، وتساقط ، معظم الأزهار المخصبة ، التى فشل تلقيحها ، لعدم توافق الجاميطات المذكرة مع المؤنثة فيها، أو فشل تكوين الأجنة بها ، وتوقف تميزها ، وتطورها ، ونموها . حتى وإن تكونت المبايض المهجنة ، سرعان ما تنفصل ، أيضا ، وتتساقط . وإن نجحت فى البقاء والنمو ، وتكونت الثمار ، تكون خالية من البذور ، أو قد تكون البذور عقيمة فى الغالب ، وهى – أى مشكلة العقم المرتفعة – تمثل عائق كبير ، وصعوبة بالغة ، فى إستخدام برامج تربية النبات .

وبالإضافة لمشكلة العقم ، فى الهجين الناتج ، فإن التلقيح اليدوى ، بين الأصناف، يقابله مشكلات أخرى ، قد تكون أقل أهمية ، من مشكلة العقم ، مثل صغر حجم الأزهار ، وصعوبة إخصابها ؛ كما فى النجيليات ، أو تعدد أعضاء التذكير ، فى الزهرة الواحدة ، مثل القطن ، وإختلاف جاميطاتها المورفولوجى ، والفسيولوجى ، علاوة على ما يتطلب ذلك من عمل شاق ، وجهد مضنى ، فى مواسم الزراعة المتعددة . والمشكلات الأخيرة ، ذات العلاقة بالجهد ، والوقت ، والعمل ، يمكن التغلب عليها ، ولو جزئيا ، بإستخدام الأزهار المذكرة للطفرة العقيمة ، كآباء مؤنثة ، كما فى

برامج تربية الذرة الصفراء ، وغيرها ، إلا أن هذه الأزهار المذكرة ، والعقيمة ، لا يتوافر وجودها ، فى معظم النباتات ، التى يراد تربيتها ، وأصبحت مشكلة أخرى ، يواجهها المربى .

وقد أوضحت العديد من التجارب ، إمكانية إستخدام مركبات Gametocidal ، مثل : TIPA ، 2.4 D ، MH1 ، Malic Hydrazide ، الدالابون و mandok ، FW 450 ، وغيرها ، وهى مركبات صناعية ، تجارية ، نجحت فى تحفيز تكوين الأزهار المذكرة العقيمة ، فى القمح ، والذرة ، والبصل ، والقطن ، والطماطم ، وغيرهم . على أن يراعى ، تكرار الرش ، من وقت لآخر ، خلال فترة التزهير . لأن تأثيرات هذه المركبات ، تأثيرات مؤقته ؛ تزول بزوال السبب ، ويمكن إنعكاسها ، سريعاً ، فى وقت قصير ، كما يؤدى إستعمال مثل هذه المركبات ، إلى تشوه الأوراق ، وإصفرارها ، وتقزم النباتات ، مع ظهور بعض التحورات الشاذه . فتبدو وكأنها غير مناسبة لهذا الغرض ، خاصة أن بعضها يسبب عقم الأمشاج المذكرة ، متمثلة فى حبوب اللقاح المستخدمة ، والأمشاج المؤنثة ، ممثلة فى خلية البيضة ، فلا تتكون الأجنة ، وهى منشأ الثمرة ، فتنفصل الأزهار ، أو مبايضها ، وتتساقط .

ولعلاج تساقط الأزهار ، يفضل معاملة أعناق الأزهار ، أو محاورها ، بعجينة من اللانولين ، مضافاً إليها مركبات أوكسينية ، مثل : NAA ، IAA ، PCPA أو غيرها ، وهى طريقة ناجحة ، لمنع التساقط ، فى العديد من النباتات .

خامس عشر : تشجيع تكوين الثمار اللابذرية عديدة الصبغيات

Indution of polypioidy

من المعروف أن دورة الحياة ، فى النباتات الزهرية ، تتبادل بين طورين ، أحدهما المشيجى ، وهو قصير ، أحادى الصبغيات (1N) ، ناتج عن الإنقسام الإختزالى ، ويمثله حبوب اللقاح (الأمشاج المذكرة) ، وخلية البيضة (الأمشاج المؤنثة). وبالتلقيح وبإتحادهما ، يتكون الزيجوت ، ثنائى الصبغيات (2N) ، الذى ينمو ، ويتميز ، إلى النبات الزهرى نفسه ، وهو الطور الجرثومى ، الطويل فى دورة الحياة .

ومعظم النباتات الزهرية ، التى تنمو طبيعياً ، هى نباتات ثنائية العدد الكروموزومى ، والكثير منها عديدة الصبغيات . والأخيرة ، يفضلها المزارعون ، دوما ، لتفوق محصولها كمياً ، عن الأولى ، وهو ما حاولته الأبحاث لإنتاج سلالات ، أو أصناف ، أو طرز وراثية ، جينية جديدة ، من نباتات المحاصيل عالية الجودة ، وقد أستعمل لهذا الغرض الكولشيسين Colchicine ، لصفاته المؤثرة ، على ترتيب خيوط المغزل ، وإنعزلاتها ، عن الإنقسام الخلوى .

ورغم أن النباتات ثلاثية الصبغيات عقيمة ، وغير خصبة ، حيث تفشل كروموزوماتها فى الإنعزال وراثياً ، ولا تنتج أمشاج خصبة ، إلا أنها تعطى ثماراً بكرية ؛ أى لا بذرية ، ومن أمثلة هذه النباتات ، الموز ، والبطيخ ، فهى ، أى النباتات، تتكون في الطبيعة خليطاً ، بين ثنائية وثلاثية الصبغيات . وعند التهجين ، تكوّن هجن عقيمة ، لا بذرية ، ثلاثية الصبغيات ، فى الجيل الأول F1 . ولذا تتكاثر مثل هذه النباتات بالخلفات ، وفى هذه النباتات ، يمكن تحفيز تحويل الهجن العقيمة ، اللابذرية ، ثلاثية الصبغيات ، إلى نباتات مثمرة ، خصبة ، سداسية الصبغيات ، بمعاملتها ، أيضا بالكولشيسين Colchicine (اللحلاح) ، وهى تقنية مستخدمة كثيراً، وبتوسع ، فى زراعة الكريز ، والأناناس ، وغيرهما .

وفى هذه التقنية يضاف الكولشيسين ، على هيئة محلول ، إلى القمم النامية النشطة ، أو البراعم الجانبية ، فيغيّر من ترتيب خيوط المغزل ، فى بعض الخلايا المنقسمة ، دون غيرها ، بطريقة عشوائية ، ويحولها إلى خلايا عديدة الصبغات ، وبنموها ، وتكشفها ، تعطى أفرعاً ، جميع خلاياها ، عديدة الصبغيات ، ويمكن تمييز الأفرع الناجحة ، بسهولة ، عن باقى الأفرع ، على النبات الأم ، بقوة نموها ، وزيادة حجم أوراقها ، ومظهرها المخالف .

وتستغل هذه الأفرع ، عديدة الصبغيات ، فى برامج التربية ، للحصول على هجن عديدة الصبغيات ، ذات صفات خاصة ومرغوبة ، مقاومة للظروف البيئية ، مرتفعة المحصول ، ثمار البعض منها خالية من البذور . ويتم ذلك بطرق عدة منها (١) إستخدام هذه الأفرع فى التكاثر الخضرى .(٢) ترك الأفرع ، على النبات الأم لحين التزهير ، ثم تلقح الأزهار ذاتياً ، للحصول على بذور أحادية العدد الكروموزومى ، تستغل فيما بعد ، أو تجرى عملية التهجين بين أزهار الأفرع

المختلفة ، على نفس النبات ، أو نباتات مختلفة ، من نفس النوع النباتى ، وهى طرق أستعملت بتوسع، ونجاح ، فى بعض النباتات ، مثل ، التفاح ، والعنب ، والبطيخ ، وفى كثير من نباتات الزينة ، ولكنها فشلت فى العديد من التهجينات الأخرى ، نتيجة لإجهاض جنين الهجين المتكون مبكراً .

سادس عشر : زراعة الأنسجة Tissue culture

أعطت الخلية ، ومازالت تعطى ، كل يوم ، المزيد عن قدراتها الكامنة ، على التطور ، إلى جنين نباتى ، فى بيئة مغذية . ثم تكوين كائن حى جديد ، قادر على النمو ، والتكاثر ، من خلال برامج زراعة الأنسجة ، وبعيداً عن المفهوم التقليدى لتكوين الجنين الزيجوتى ، كما إعتقد ، وتوقع ، الألمانى Haberlandt ,1902 . فقد أوصى بإستخدام السائل المغذى ، الموجود بالكيس الجنينى ، لتنشيط الإنقسام الخلوى ، أو مستخلص الخميرة ، والسكروز . كما إنتهى White , 1934 إلى التوصية بإستخدام مجموعة فيتامين B ، بدلاً من مستخلص الخميرة ، لتحقيق نفس الغرض .

وبإكتشاف الأوكسينات بمعرفة Went and Thiman Gautheret (1937 and 1938) لوحظ ، أن إضافة بعض هذه المواد إلى البيئة المغذية ، كان لها أهمية كبيرة فى نمو ، وتميز ، الأنسجة النباتية المنزرعة ، وفى عام 1954 ، أشار Skoog إلى أهمية الهرمونات النباتية الأخرى ، التى أكتشفت بعد الأوكسينات ، فى تنشيط إنقسام الخلايا المنزرعة ، وفعالية إضافة الحمض النووى الدى أوكسى ريبوزى DNA فى ذلك . ولو أن آرائه كانت متعارضة ، فى هذا المجال . ثم أصبح من اليقين أن الكينتين، والأمينوبيورين ، كمواد سيتوكينينية ، تحتوى على مجموعة أمينوبيورين والزياتين ، لها تأثير ، واضح ، فى تنشيط إنقسام الخلايا . ثم أثبت Skoog and Miller (1957) أنه يمكن التحكم فى شكل النمو الناتج ، بدءً من إستعادة خلايا النسيج المنزرع لقدرته على الإنقسام العشوائى ، بشكل غير منتظم ، فى صورة Callus ، مركزه خلايا مرستيمية ، مروراً بتكوين الكالوس الجينى Embrogenic callus (EC) ثم الجنين ، الذى يتميز إلى مجموع خضرى ، يمكن مضاعفة عدد أشطائه Shooting ، والتى يتم دفعها لتكوين الجذور العرضية ، وحتى تكوين النبيتات Plantlets وأقلمتها . وجميع هذه المراحل يتم توجيهها ، بواسطة تعديل النسبة بين الأوكسين ، والسيتوكيتين ، المستخدم فى البيئة المغذية .

وفى عام 1963 م ، تمكن Wetmore and Rier من تنشيط تكوين خلايا نسيج الخشب ، ونسيج اللحاء ، فى الكالوس المنزرع ، على بيئة مغذية ، والتحكم فى النسبة بينهما، بتعديل نسبة الأوكسين إلى السكروز المضاف .

ولعل الطريقة التى إبتكرها Muir (1953) ، لزراعة الخلايا النباتية منفصلة ، بدلاً من النسيج ، أو العضو النباتى المستخدم explants ، هى التى أعطت قيمة عالية لمجال زراعة الخلايا ، والأنسجة النباتية ، وفيها يمكن دراسة العوامل المؤثرة على إنقسام الخلايا ، وتميزها . فقد أوضح أن تفتيت نسيج الكالوس المتكون ، إلى قطع صغيرة ، فى بيئة مغذية ، سائلة ، بالإهتزاز الدورانى ، ينشأ عنها تكوين المعلق الخلوى ؛ وهى خلايا معلقة ، يمكن تجديدها ، بالزراعة فى بيئة مغذية ، سائلة ، حديثة التحضير . وتمكن Nickell (1956) من المحافظة على مثل هذه الخلايا ، حية ، فى محلول مغذى ، لمدة 4 سنوات متتالية . وهو ما فتح المجال أمام طريقة زراعة الخلايا ، بالنقطة المعلقة ، حيث يتم زراعتها فى نقطة واحدة ، من البيئة المغذية ، فى حيز ضيق ، ومعقم ، أو زراعتها منفصلة ، فى بيئة مغذية ، متصلبة بالآجار (Bergmann 1960) ، سرعان ما تنقسم ، وتنمو ، ثم تتميز إلى مستعمرة خلوية ، تتكشف إلى كالوس ، ثم إلى كالوس جنينى ، على مراحل مشابهة تماما ، لتطور الجنين الزيجوتى (كروى ، ثم قلبى ، ثم فلقى) .

ومنذ ذلك الحين ، تسارعت أبحاث تطوير الطرق المستخدمة فى الزراعة ، ودراسة العوامل المغذية ، اللازمة لنمو وتكشف النسيج المنزرع ، والمؤثرة عليه ، وكيفية التحكم فى النمو ، بواسطة تغيير بعض مكونات البيئة ، خلال مراحل التكشف المختلفة ، وإعتبارها وسيلة ، هامة ، لدراسة التطور ، والتشكل ، من الناحية البيولوجية ، إضافة لأهميتها فى مجال تربية النبات ، وفسيولوجية النبات ، كما أنها وسيلة لدراسة ميكانيكيات عمل ، وآليات ، تأثير مواد النمو النباتية ، كما تسارعت الأبحاث فى مجال الهندسة الوراثية ، ودراسة مدى إمكانية الحصول على طفرات وراثية ، ذات قيمة إقتصادية .

ثم أصبح من اليسير ، الآن ، بعد التقدم العلمى الهائل ، فى هذا المجال ، زراعة الأعضاء إقتصادياً ، وفى محاليل غذائية متباينة ، سائلة ، أو صلبة ، تحتوى على أملاح غير عضوية ، وسكروز ، ومجموعة فيتامين B (ثيامين – بيريدكسين –

حمض نيكوتينيك) وأحماض أمينية ، ومواد نمو نباتية ، بتركيزات تلبى إحتياجات النسيج النباتى ، مع إمكانية تحويل خلية جسدية ، أو حبه لقاح ، من برنامج وظيفى معين ، إلى برنامج وظيفى آخر ، مختلف ، يشجع إنقسامها ، ويقودها إلى التطور إلى أجنة ، ونبيتات ، خلال مراحل مختلفة ، يمكن التحكم فيها ، بإستخدام الهرمونات ، ولبن جوز الهند ، أو هما معا ، وتوجيهها بالصورة التى تخدم هدف المربى ، بتوفير متطلبات ذلك .

كما أصبح من اليسير ، أيضاً ، فصل ، وزراعة ، ودمج البروتوبلاست ، وهندستة وراثياً ، وإستخدام المعلقات الخلوية ، والتعرف على الجينات الوراثية ، التى تحكم سلوك ، وصفات ، الكائن الحى ، فى مراحل تطوره المختلفة ، وإحداث التباين الجسدى ، والجاميطى ، و تعديل التركيب الجينى ، والتشكل الظاهرى .

وتختلف النباتات الناتجة ، عن زراعة الأنسجة النباتية ، عنها فى التكاثر الخضرى ، فالنباتات الناتجة من التكاثر الخضرى ، تحتفظ بالصفات التركيبية ، والفسيولوجية للنبات الأم ، وقد يحدث بعض التعديلات ، البسيطة ، فى التركيب التشريحى ، أو الحالة الفسيولوجية . أما النباتات الناتجة عن زراعة الأنسجة ، فهى متباينة وراثياً . وتعتمد درجة التباين ، على نوع النسيج ، والبيئة المستخدمة ، وعدد مرات الزراعة Sub culturing ، فى كل مرحلة ، من مراحل الإكثار ، والهرمونات ، أو مواد النمو ، المستخدمة . وبهذا إزدادت عدد الطرز الوراثية النباتية الناتجة . فقد أمكن إنتاج نباتات مميزة ، ذات صفات خاصة ، تتناسب مع رغبات الشعوب ، وأنماط إستهلاكها ، وتتوافق مع الظروف البيئية السائدة ، ثم أقلمتها ، لتتلاءم مع الظروف البيئية الطبيعية ، كما إستغلت هذه التقنية فى إنتاج نباتات قادرة على التمثيل الحيوى ، أمكن دراستها من ناحية التركيب الوراثى ، واستخدامها لإنتاج مستحضرات صيدلانية ، ومركبات ثانوية عديدة ، تستخدم طبياً ؛ مثل القلويدات ، والجلوكوسيدات ، والصمغيات . . . وغيرها . ثم إتسع ، الآن ، نطاق إستخدام هذا المجال ، وتطبيق تقنياته المتطورة ، من أجل تطور الثروة النباتية ، وهى عصب حياة الأمم ، ومصدر تقدمها .

ومع التقدم السريع فى تقنيات زراعة الخلايا المفردة ، بالنقطة المعلقة ، وإمكانية تخليق مستعمرات خلوية ، قادرة على التميز إلى كالوس ، ثم أجنة ؛ إتجهت الأبحاث

نحو دراسة مدى إمكانية تخليق طفرات خلوية ، أحادية العدد الكروموزمى ، ذات صفات خاصة ، مرغوبة ، لإستخدامها فى تربية النبات ، والحصول على هجن نباتية ، فشل إنتاجها بطرق التربية التقليدية . فالصفات ، تمثل ، عادة بزوج ، أو أكثر ، من الصبغيات .

ولأول مرة ، تمكن Melcher & Bergmann (1959) من زراعة نسيج نباتى ، مأخوذ من نبات أحادى الصبغيات ؛ أى التى يمثل فيها الصفات ، كلّ بجين واحد فقط ، فى بيئة مغذية ، وإستطاع النسيج الإحتفاظ بصفته الأحادية ، أثناء نقله ، لعدة مرات ، فى خلال مراحل إكثاره الدقيقة ، وكان ذلك مشابهاً لنتيجة سبق أن أشار إليها Tulecke ، فى ذات العام ، حيث أشار إلى إمكانية زراعة حبوب اللقاح ، لبعض الأشجار ، والحصول على نباتات أحادية المجموعة الكروموزومية . وبرغم ذلك ، فقد شكك البعض ، فى النتيجة التى تحصل عليها Melcher and Bergmann، لأن الطفرات الأحادية الصبغيات ، التى أخذ منها النسيج النباتى ، للزراعة ، ليس لها أصل وراثى موثوق فيه ، فلابد للنسيج وأن يتحول ، بعد فترة من الزراعة ، إلى نسيج عديد المجموعة الكروموزومية ، مشابهاً فى ذلك لآبائه ، وهو ما وجد فعلاً .

ثم أصبح الأمل معقوداً على زراعة حبوب اللقاح ، بإعتبارها الأعضاء الوحيدة المضمونة ، بأنها وحيدة المجموعة الكروموزموية (1 N) . ورغم الصعوبات التى واجهت نجاح زراعة حبوب اللقاح ، إلا أن Guha and Maheshwari (1966) تمكنا من إثبات صحة ما سبق أن إقترحه Tulecke (1959) ، حيث قاما بزراعة متك ، بعض النباتات ، على بيئة مغذية ، ووجدا أن الأجنة الناتجة ، من زراعة المتك، هى أجنة ناتجة عن إنقسام حبوب اللقاح ، وليس جدار المتك ، وأنها والنباتات الناتجة عنها ، وحيدة المجموعة الكروموزومية ، وأن جدار المتك يبدو وأنه مصدراً لبعض محفزات إنقسام ، ونمو ، حبوب اللقاح ، فى البيئة المستخدمة .

ثم طورّ Nitsch (1974) طريقة زراعة حبوب اللقاح ، منفردة ؛ أى بشكل منفصل ، فى بيئة مغذية سائلة ، وتمكن العديدون ، بعد ذلك ، من إنتاج نباتات أحادية الصبغيات ، عقيمة ، من الدخان ، والدانورا ، والقطن ، و الأرز ، والقمح ، والشعير ، وغيرها ، بإستخدام حبوب اللقاح ، أستغلت إقتصادياً ، بدرجة كبيرة ، فى تربية النبات ، ثم عوملت بالكولشيسين ، للحصول على نباتات ثنائية ، أو متضاعفة الكرموزومات،

و مثمرة ، استعملت كلواقح متجانسة ، نقية ، فى أغراض التربية . كما وجد أن إعادة زراعة ، متوك هذه النباتات ، فى البيئة المغذية ، ينتج عنها نباتات متجانسة وراثياً ، فى عدد الصبغيات .

ومن أمثلة الهجن النباتية التى تم إنتاجها ، فى المزارع النسيجية ، بإستخدام هذه التقنية ، الهجن *Secale x Hordeum* و *Secale x Triticum* و *Gossypium arborcum x G. hirstum* و *Lycopersicon esculentum x L. Peruvianum* و *Hordeum sativum x H. bulbosum* .

ورغم أنه يعاب على التهجين المتداخل ، بين الأنواع النباتية ، المتحصل عليه فى المزارع النسيجية ، صعوبة إنتاج عدد وفير ، بالكمية المطلوبة ، وصعوبة تلبية إحتياجات السوق ، للاستهلاك العالمى ، فى الزراعة . إلا أن هذه الصعوبات فتحت مجالاً للتقدم العلمى فى هذا المجال . ومن هذا المنطلق ، نشأت مرحلة جديدة ، وهامة ، فى تطوير أساليب ، وتقنيات ، إستخدام زراعة الأنسجة النباتية ؛ منها تطوير الطرق التى تستخدم فيها النباتات وحيدة المجموعة الكروموزومية ، ومنها التفكير فى عزل البروتوبلاست ، من معلق خلايا نباتية ، منفصلة ، لأنواع نباتية مختلفة ، بعد هضم ، وتحليل ، الجدر الخلوية ، ثم محاولة دمج البروتوبلاست ، بين هذه الأنواع ، ذوات التركيب الوراثى المتباين ، لإجراء التهجين بينهما ، ومن ثم ، يتكون بروتوبلاست جديد ، ذو تركيب وراثى جديد ، يحمل الصفات الوراثية للخليتين المندمجتين . تتم زراعتها ، على بيئة مغذية ، لها القدرة على تكوين جدار خلوى جديد ، وتحفيز الانقسام ، وتكوين نباتات جديدة . وقد نجح Cooking (1960) فى ذلك ، حيث قام بعزل بروتوبلاست بعض من خلايا جذور نباتية ، و إزالة الحاجز الجدارى بين الخلايا الأم ، لتسهيل إندماجها ، بإضافة متطلبات الخلية النامية من الجزيئات الحيوية الدقيقة . وقد إستخدم لهذا الغرض ، إنزيمات السليلوليز ، فى محلول يحتوى على 0.6 مولر سكروز ، للمحافظة على الضغط الأسموزى للخلايا ، وأثبت المؤلف وآخرون (2011) أن البروتوبلاست ، المنزرع على بيئة مغذية ، له القدرة على تكوين جدار خلوى جديد ، كما أن له القدرة ، أيضاً ، على الإنقسام ، والنمو ، وتكوين نباتات جديدة، كما حصل على طفرات سيتوبلازمية عديدة بإستخدام التشعيع السيتوبلازمى بإستخدام أشعة جاما . وهناك نتائج رائدة مبشرة ، نجح فيها المؤلف ومدرسته العلمية

فى القضاء تماماً على التلوث البكتيرى والفطرى الذى يحدث عادة فى بيئات مزارع الأنسجة النباتية ، وهو ماكان يسبب خسارة اقتصادية كبيرة تقدر بحوالى 40 – 60 % للعاملين فى مجال زراعة الأنسجة وذلك باستخدام تقنيات النانو وجزيئات nano particles technique .

هذا . . . وقد شغلت الهجن السيتوبلازمية Hetroplast ، كما أطلق عليها Masytrngelo (1979) شغف ، وإهتمام ، العديد من المهتمين بتربية النبات ، والهندسة الوراثية ، وفسيولوجيا النبات ، وقد نجحت تجارب عديدة ، لإنتاج بذور صناعية Artificial seeds لكثير من النباتات ، وأخرى لدمج بروتوبلاست خلايا نباتية ، من أنواع مختلفة ، ودمج بروتوبلاست بعض الخلايا النباتية ، مع خلايا حيوانية . كما أمكن إستخدام الطريقة ، ذاتها ، فى الحصول على خلايا نباتية ، تحتوى على نواة خلية أخرى ، أو نقل بعض مكونات خلية لأخرى ، مثل نقل البلاستيدات ، والميتوكيندريات ، وبعض الكروموزومات ، والأحماض النووية ، وغيرها ، ومازال الأمل معقودا ، والحاجة ملحة ، لمعرفة الأسرار الكامنة ، والقدرة الفائقة ، التى أودعها الله تعالى ، فى الخلية . فبقدر التفكير ، والتدبر ، والتعلم ، يكون الإكتشاف ، والانبهار ، بالناتج النهائى ، لصالح الإنسان .

سابع عشر : تشجيع تدفق العصارة اللبنية من جذوع أشجار المطاط Stimulation Latex Flow

لعل أهم المشاكل التى تواجه منتجى المطاط ، هو إنسداد القطع ، الذى يُعمل فى قلف جذع أشجار التين المطاط . فاللبن النباتى Latex ، تفرزه تراكيب خلوية متخصصة ، فى جذوع هذه الأشجار ، تعرف بأوعية اللبن النباتى Laticifers ، أو القنوات اللبنية ، وهى تنتشر فى اللحاء الثانوى ، لسوق حوالى 13 ألف نوع نباتى. ويختلف تركيب اللبن النباتى كيمائياً ، بإختلاف النوع النباتى . وأكثر مكوناته المطاط، فهو يكوّن حوالى 40 - 50 % منه ، ويكون مصحوب ، غالباً ، بمواد غروانية أخرى، وبعض المواد الذائبة ، أو المتصلبة ، مثل ، السكريات ، والصوغ ، والنشا ، والزيوت ، والدهون ، والإنزيمات ، والبروتينات ، والرتنجات ، والقلويدات ، وغيرها .

واللبن النباتى سائل لزج ، قد يكون أبيض اللون ، كما فى جنس الخشخاش *Papaver* ، وجنس مطاط هيفيا *Heves* ، أو قد يكون بنى اللون ، أو مصفر ، كما

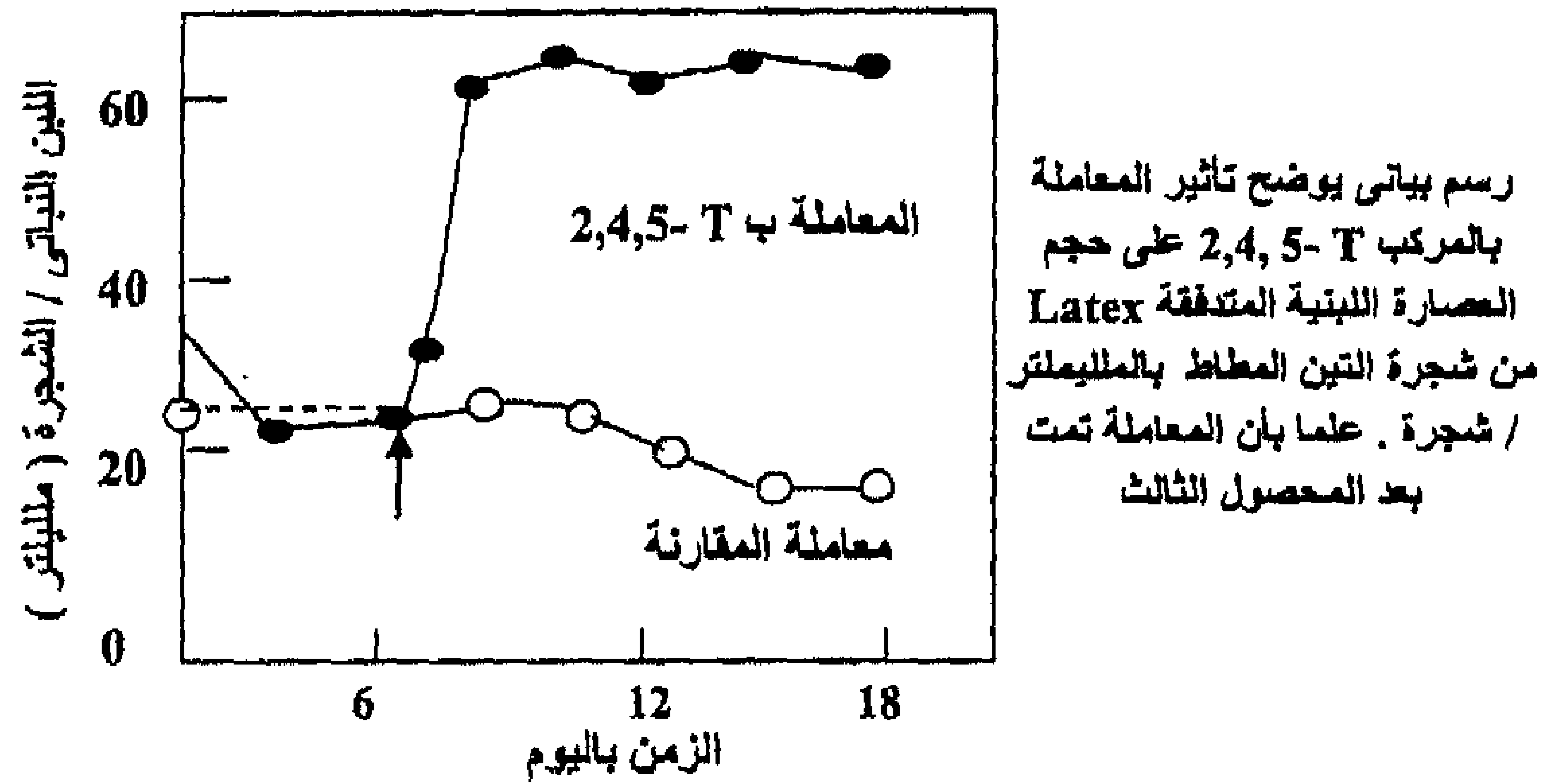
فى جنس القنب *Cannabis* . وأشهر الأنواع النباتية ، المنتجة للمطاط ، هو مطاط *هيفيا Heves braziliensis* ، وهو ينتج حوالى 95 % من المطاط المستهلك عالمياً .

وترجع الأهمية الإقتصادية للبن النباتى ، إلى إستخدام المطاط ، فى صناعة إطارات السيارات ، وغيرها من الآلات المتحركة ، كما يمكن إستخراج مادة Chicle من اللبن النباتى لشجرة *Achras zapeta* ، حيث تستخدم فى صناعة اللدائن ، والمورفين ، من اللبن النباتى ، لثمار الخشخشاش ، وإنزيم البابيين ، من اللبن النباتى ، لثمار نبات المطاط ، وعقار Laciocarium ، من اللبن النباتى ، لجنس الخس *Letus* .

ويحصل على اللبن النباتى من مصادرة ، بإحداث شق ، أو أخدود ، حلزونى ، بإستخدام بلطة حادة ، فى جذع شجرة المطاط ، فيسيل اللبن النباتى ، على الجذع ، ويمكن تجميعه ، فى أوعية خاصة .

وأهم ما يواجه منتجى اللبن النباتى ، هو إنسداد Plugging القنوات اللبنية ، فى الشق ، أو الأخدود ، المصنوع فى القلف ، لتخثر اللبن النباتى ، وهو ما يستلزم القطع المستمر ، فى القلف ، للعمل على إنسياب السائل اللبنى لفترة أطول .

وقد وجد أن طلاء ، أو معاملة ، قلف الشجرة ، المقطوع ، بالإيثافون ، أو 2,4-D ، أو 2,4,5 T ، يساعد على منع التخثر ، وتحفيز إنسياب العصارة ، لفترات طويلة ، دونما تأثير على المحصول الناتج . ويوضح الشكل التالى تأثير 2,4,5 T على حجم العصارة اللبنية الناتجة ، من شجرة التين المطاط .



رسم بيانى يوضح تأثير المعاملة بالمركب 2,4, 5- T على حجم العصارة اللبنية المتدفقة Latex من شجرة التين المطاط بالملليملتر / شجرة . علما بأن المعاملة تمت بعد المحصول الثالث

المبحث الثالث

الفيتامينات

The vitamins

الفصل الثامن والثلاثون

الفيتامينات The Vitamins

- تقديم .
- الإكتشاف .
- أقسام الفيتامينات :
  - الفيتامينات القابلة للذوبان فى مذيبات الدهون :
    - فيتامين A .
    - فيتامين D .
    - فيتامين E .
    - فيتامين K .
    - Antistffness .
  - الفيتامينات القابلة للذوبان فى الماء :
    - مجموعة فيتامين B .
    - الكولين .
    - فيتامين C (حمض الأسكوربيك) .
    - فيتامين Citrin P .
    - الأنسولين .

الفصل الثامن والثلاثون

الفيتامينات The Vitamins

تقديم :

يضم الكثيرون الفيتامينات كواحدة من مجموعات المنظمات الحيوية Biological agenets ، بإعتبارها واحدة من مواد النمو النباتية ، التى تنظم تركيزاتها الدقيقة ، التفاعلات الحيوية ، والعمليات الفسيولوجية المختلفة ، ولو أن معظمها يعطى للنبات من الخارج . فقد تكون المادة الكيماوية الواحدة هرموناً وفيتاميناً فى نفس الوقت . فإذا قام النبات بإفرازها – عادة – عرفت كهرمون ، أما إذا أعطيت للنبات – فى الغالب– من الخارج ، لتنظم عملياته الحيوية ، أو للتحكم فيها بالتوجيه ، سميت فيتاميناً .

وقد عرفت أهمية الفيتامينات ، كمنظم نمو نباتى ، مع بداية القرن العشرين ، عندما لوحظ فشل النسيج النباتى ، فى مزارع الأنسجة ، من إستكمال النمو إلا بعد إضافة مثل هذه الفيتامينات ، وهو ما سنتناوله فى هذا الفصل بالدراسة والتحليل .

الإكتشاف : Discovery

كان ذلك مع بداية القرن التاسع عشر ، عندما لاحظ Magendie (1816) أن بعض الأمراض النوعية فى الإنسان ، والحيوان ، قد تكون أسبابها نقص ، أو عدم وجود ، بعض المواد الفعالة فى الغذاء . وأن البحارة اليابانيون أصيبوا بمرض البرى برى Beriberi (التهاب الأعصاب) لإعتمادهم فى التغذية على الأرز الأبيض المصقول ، وأمكن منع المرض ، أو الإصابة بالمرض ، بإستخدام الأرز الكامل الحبة، وقبل صقله ، فى التغذية .

كما لاحظ Takaki (1887) ، أن إستخدام الأغذية الطبيعية ، بحالتها الخام ، دون معاملة ، أو إستخلاص ، يجعل من نمو الإنسان ، أو الحيوان ، نموا طبيعياً ، بينما إستخدام مكوناتها النقية ، مثل ، الكربوهيدرات ، والزيوت ، والدهون ، والبروتين

، لا تكفى لتكامل النمو ، بصورة طبيعية ، مع ظهور بعض العلامات المرضية ، وفى أحيان كثيرة ، لا يستطيع الإنسان ، أو الحيوان ، أن يستكمل دورة الحياة كاملة .

وقد أشارت هذه الملاحظات ، إلى أن الإغذية الخام ، بحالتها الطبيعية ، لابد لها وأن تحتوى على مواد حيوية خاصة ، أو مؤثرات كيماوية ، لازمة للنمو الطبيعى .

وقبل هذا التاريخ بحوالى أربعين عاماً ، لاحظ James lind (1757) أن تناول ثمار الفاكهة ، والخضروات الورقية ، تكفى لمنع ظهور أعراض الإصابة بمرض الأسقربوط Seurvey . وبعد هذا التاريخ بحوالى النصف قرن ، أمر قائد الأسطول البريطانى بوجوب إعطاء البحارة البريطانيين ، كمية من عصير الليمون ، يومياً ، لحمايتهم من الإصابة بمرض الأسقربوط .

وفى عام 1902 أطلق Brylissk and Starling لفظ الهرمون ، للدلالة على المركبات الكيموحيوية ، التى تفرزها الغدد الصماء Endoerines glands ، ثم تنقلها إلى الأوعية الدموية ، من مصادر إنتاجها ، إلى مختلف الاعضاء الأخرى ، حيث تتحكم فيها ، من حيث أداء وظيفة خاصة . وقد أطلق عليها ، أيضاً المصطلح Chemical messages ، أى الرسل ، أو الإشارات ، الكيماوية ، أى ما ترسله هذه الغدد ، من إشارات ، إلى باقى أعضاء الجسم .

ومع بدايات القرن العشرين ، تمكن Funk (1913) من عزل مركب متبلور ، من رجيع الكون ، له تأثير فعالّ فى علاج مرض إلتهاب الأعصاب Beriberi ، المنتشر فى سكان البلاد التى تعتمد فى تغذيتها على الأرز المصقول ، كغذاء رئيسى . وأطلق على هذا المركب ، المتبلور ، إصطلاح الفيتامين Vitamine ، وهى كلمة تعنى أمين الحياة The life amin .

ثم أمكن التعرف ، بعد ذلك ، على بعض من هذه المركبات الضرورية ، والتى يحتاجها النبات بكميات ضئيلة ، لإستكمال دورة حياته ، بصورة طبيعية ، أو لازمة لنموه الطبيعى ، وأنها ذات آثار فسيولوجية هامة ، وفعالة ، ومثلها فى ذلك ، مثل الهرمونات ، والإنزيمات ، ووضعت هذه المركبات تحت نفس المصطلح ، مع حذف الحرف الأخير ، من الإسم السابق إقتراحه ، بمعرفة Funk ، أى Vitamin ، وذلك للدلالة على مجموعة المواد ، أو العوامل ، الفعالة ، الإضافية ، المؤثرة ، التى يجب توافرها فى التغذية الجيدة Accessory food factors . وأن هذه المواد تختلف عن

العناصر الغذائية المعروفة ، في أن العناصر الغذائية مصدراً للطاقة ، فى حين أن الفيتامينات غير نشطة بيولوجياً ، فى هذا الإتجاه . كما تختلف الفيتامينات عن الهرمونات النباتية ، فى كونها تعجل ، أو تحفز ، من النشاط الإنزيمى ، فى حين لا يؤدى أى من الهرمونات النباتية المعروفة ، هذا الدور . ويبدو أن هذا هو الفرق الرئيسى بين هاتين المجموعتن ، من مجموعات النظم الحيوية . كما يبدو أن كل من الهرمونات النباتية ، والفيتامينات ، تستهلكان فى التفاعل الكيماوى ، على عكس الإنزيمات ، فهى عوامل مساعدة ، عضوية ، حيوية ، تنحصر وظيفتها فى خفض قيمة طاقة التنشيط اللازمة لأى تفاعل كيماوى .

هذا . . وقد اتفق على تسمية الفيتامينات بالحروف الأبجدية ، مثل ، A ، B ، C ، . . وإذا احتوى الفيتامين على مجموعة مركبات مشتركة معاً ، مع عدم إمكانية فصلها ، عرفت بإسم الفيتامين المركب مثل Vitamine B complex . كما إستعمل الإسم الكيماوى للتعريف ببعض الفيتامينات الأخرى . وأطلق على البعض الآخر أسماء أخرى ، دون نظام عالمى ثابت للتسمية ، لقلة أعداده المعروفة ، وإمكانية حصرها ، على خلاف الإنزيمات .

كما لوحظ عند الإستخلاص ، أن بعض من هذه الفيتامينات ، قابل للذوبان فى الدهون ، ومذيباتها ، والبعض الآخر قابل للذوبان فى الماء ، وتدخل كجزء رئيسى من مكونات قرائن الإنزيمات Co-enzymes . وقد أطلق على الفيتامين المانع لمرض البرى برى فيتامين B ، والمانع لمرض الأسقربوط فيتامين C . وهكذا ، توالى إكتشاف الهرمونات ، والوقوف على أهميتها الفسيولوجية ، كما تطورت نظم الإستخلاص ، وطرق التنقية ، ومعرفة التركيب الكيماوى لها .

وفى عام 1922 م ، عرفت أهمية الزيوت ، والدهون ، الغير قابلة للتصبن ، كعوامل نمو . حيث لوحظ إحتواء مثل هذه الزيوت على فيتامينات ، ذات أهمية إقتصادية كبيرة ، كان أبرزها تنشيط نمو النبات ، وتحسين مظهره ، وأن عدم وجودها ، أو نقصها ، عن حد حرج معين ، يسبب نقص النمو ، مع ظهور بعض من الأعراض والأمراض الفسيولوجية ، وخاصة فى مزارع الأنسجة النباتية ، حيث لوحظ توقف نمو الأعضاء النباتية المفصولة explants عن النمو ، أحياناً ، عند عدم

إضافتها ، للبيئة المغذية . وقد أمكن علاج هذا النقص ، بإضافتها إلى البيئة مرة أخرى ، أو حتى بوادئها ، أو مولداتها ، ومصادرها .

وقد ترجع أهمية مثل هذه الفيتامينات ، فى مزارع الأنسجة النباتية ، إلى وجود صبغات الكاروتنيدات الحساسة للضوء ، وإرتباطها مع البروتينات ، وتنظيم حمض الأبسيسيك فى النسيج النباتى . ثم عرفت الفيتامينات ، كمنظمات حيوية ، فى النبات . وأصبح من الضرورات ، الملحة الآن ، إضافة الفيتامينات ، إلى البيئة الصناعية ، المستخدمة ، لتنظيم العمليات الفسيولوجية ، الحيوية ، الدقيقة ، فى النسيج النباتى ، المستخدم فى تقنيات زراعة الأنسجة النباتية ، ضماناً لنجاح النمو ، والإكثار .

تعريف الهرمونات :

هى مجموعة عضوية ، من مركبات التنظيم الحيوى، ذات تركيب بسيط ، تفرزها الخلايا المرستيمية النامية ، بكميات دقيقة ، لازمة لتنظيم النمو ، وتحولاته الغذائية ، وهى ذات طاقة كامنة .

والفيتامينات هى القسم الأصغر ، من مجموعة المنظمات الحيوية، ذات القيمة الحيوية ، والطاقة الكامنة فى حياة النبات ، وهى الأقل معرفة ، عن غيرها ، من مجموعة المنظمات الحيوية ، من حيث المعلومات المتاحة ، عن تأثيرها على النباتات الراقية . فدورها ، وأهميتها ، ومسار تخليقها ، قد يكون معروفاً فى الأحياء الدقيقة فقط.

أقسام الفيتامينات

قسمت الفيتامينات إلى مجموعتين ، رئيسيتين ، حسب درجة ذوبانها هما :

١- فيتامينات ذائبة ، أو قابلة للذوبان ، فى الدهون ، أو مذيباتها ، Fat soluble vitamins .

٢- فيتامينات ذائبة ، أو قابلة للذوبان ، فى الماء Water soluble vitamins .

أولاً : الفيتامينات القابلة للذوبان فى مذيبات الدهون :

١- فيتامين A

ويعرب بأسماء عدة ؛ حسب Harris (1954) ، منها فيتامين Biosterol و Ophthalanin و New vitamin A وفيتامين 1X . وقد إكتشفه كل من

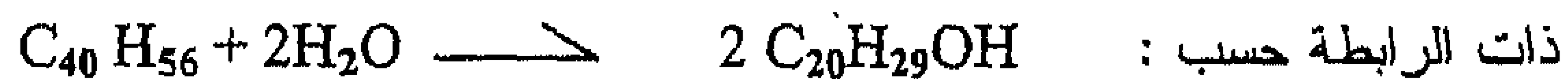
Mc Collum و Davis و Osborns و Medul عام 1913 م ، فى ملاحظاتهم التحليلية ، للزيوت والدهون . فقد وجدوا ، جميعاً ، أنها ؛ أى الزيوت والدهون ، تحتوى بالإضافة على الجلسريدات ، على مكونات أخرى ، ذات تأثير وقائى ، من الإصابة بمرض الرمد الجاف ، وقد أعتبره هؤلاء ، جميعاً ، أنه العامل الأساسى ، المانع للإصابة بهذا المرض Anti xerophtha lims factor . ثم إتضح أهميته فيما بعد ، فى بناء الخلايا والأنسجة الطلائية .

وقد تمكن Kauru *et al* ومعاونوه ، من فصله ، والتعرف على تركيبه الكيماوى ، كما أمكن تحضير المشتق الهيدروجينى له Hydrogenated Derivatives ، بالطرق التخليقية ، ثم أثبت (1932) Heilborn *et al* صحة التركيب الكيماوى ، وأن تركيبه الجزيئى هو C_2oH_{29} OH ، ويحتوى التركيب البنائى على حلقة بيتا أيونون β Ionone ، ويتواجد الفيتامين فى الخلايا والأنسجة الحيوانية ، مع الزيوت والدهون ، بشكل أستر حامض دهنى وهو سائل ، باهت اللون ، لزج ، يذوب فى الدهون ومذيباتها ، وغير قابل للتصبن ، وهو غير ثابت بالحرارة ، ويتم أكسدته بسهولة ، بفعل إنزيمات الاوكسيديزات ، ووجود أوكسيجين الهواء الجوى .

ورغم أهمية الفيتامين لحماية الإنسان ، والحيوان ، من مرض العشى الليلى . إلا أن دورة التنظيمى للتفاعلات الحيوية بالنباتات الخضراء يبدو قليلاً . فهو لا يتخلق بطريق مباشر ، فى النبات ، حسب المعلومات المتوفرة لدينا ، ولكن يتخلق بطريق غير مباشر ، عن طريق الكاروتينيدات Caretenoids بالإنقسام المباشر ، خلال عملية التخليق الحيوي للكاروتينيدات . ويؤكد ذلك إمكانية أكسدة الكاروتينيدات معملياً *in vitro* بإحتراس ، ثم بالتحليل المائى .

ولتخليق فيتامين A من الكاروتينيدات ، فإنه يعتقد تحليل جزئ الكاروتين من مركزه ، مائياً ، إلى نصفين متماثلين ، تحت تأثير إنزيمات نوعية خاصة ، ملائمة للتركيب الجزيئى .

وفى التحليل المائى ، يدخل جزئ الماء ، بين الرابطة الزوجية 10 = 10 ، فينفصل جزئ الكاروتين ، إلى جزيئين من فيتامين A . وقد تم عملية الأكسدة عند ذات الرابطة حسب :



$$C_{40}H_{56} + 2H_2O \longrightarrow 2\,C_{20}H_{29}OH$$

ومن المعتقد ، أن ميكانيكية ذلك تتم عن طريق أكسدة جزئ الماء ، إلى فوق أكسيد الهيدروجين ، إنزيمياً ، الذى يتحد مع الرابطة الزوجية ، المشار إليها ، 10 = 10 ، تحت تأثير ذات الإنزيم ، أو قد يشترك فى المعقد الإنزيمى بإنزيم آخر ، فيتكون ثنائى هيدروكسى كاروتين Dihydroxy caroteine ، الذى يتحول إنزيمياً ، أيضاً ، إلى فيتامين A ، بالإضافة إلى إلدهيد فيتامين A ، Vitamine A aldehyde ، والمعروف بإسم Retinene ، ويختزل الاخير ، بدوره إلى فيتامين A .

ومن الملاحظ أن بعض الكاروتينيدات ، خلاف البيتاكاروتين ، تحتوى على مجموعة بيتا أيونون واحدة ، فقط . وبذلك ، تنتج هذه الكاروتينيدات وحدات اقل من فيتامين A ، أثناء العمليات الحيوية ، بالأنسجة النباتية ، على إختلاف مصدر الكاروتين المتكون . ولذلك يتخلق ، من هذه الكاروتينيدات ، وحدات ، وكميات أقل من فيتامين A ، على إختلاف مصادر ، وبوادئ ، التخليق ومساراتها .

مما سبق يتبين أن الكاروتينيدات هي مولدات فيتامين A ، Provitamin A ، فى النبات وأهمها كاروتين A ، B ، C .

كما تعتبر صبغات الكربتوزانثين Crytoxanthin ، الصفراء اللون ، مصدراً رئيسياً ، لفيتامين A ، فى معظم محاصيل الفاكهة ، والخضر . ومن المعروف ، أن صبغات الكاروتينيدات ، توجد كمجموعة ، هامة ، من الصبغات المساعدة ، فى البلاستيدات الخضراء ، ولها دور هام ، ومميز ، فى إصطياد ، وتجميع ، الطاقة ، اللازمة لعملية التخليق الضوئى ، علاوة على أهميتها اللونية للإزهار ، وثمار الفاكهة.

ومن الجدير بالذكر ، فإن هناك علاقة إرتباط قوية بينها ، وبين حمض الأبسيسيك ، كما سبق إيضاحه ، ودورها فى الفسفرة التأكسدية ، وكمضادات اكسدة رئيسية وهامة .

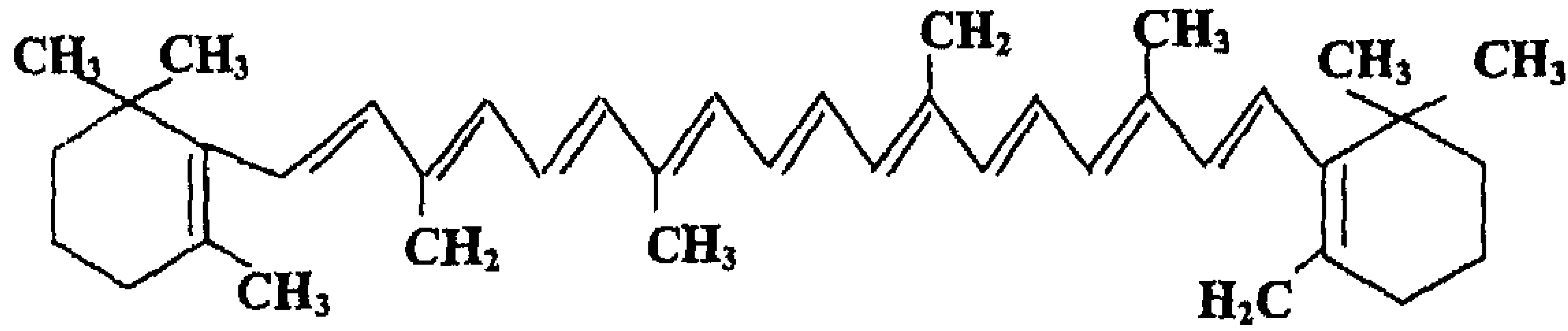
تخليق فيتامين A فى النبات

يتم تخليق مولدات فيتامين A الكاروتينينية ، يتكاثف Polyenes ثمان وحدات من وحدات الأيزوبرين النشطة (٤٠ ذرة كربون) ، بالطريقة السابق بيانها ، عند الحديث

عن تخليق وحدات الأيزوبرين ، وهى مواد هيدروكربونية ، صلبة ، متبلورة ، يحتوى بعضها على مجاميع هيدروكسيل $OH-$ ، أو كيتون $C = O$ ، تترتب فيها وحدات الأيزوبرين (٥ ذرات كربون) بترتيب إنعكاسى .

ويتميز التركيب بوجود حلقة بيتا أيونون ، طرفية ، واحدة على الأقل ، مرتبطة مع السلسلة الكربونية β – ionone or trimethyl cyclohexenyl . والكاروتينيدات ذات روابط زوجية ، من النظام المرتبط المتبادل Conjugated system ، وهو الذى يكسبها الألوان المميزة ، طبقاً للطيف الضوئى الممتص Absorption spsctrum .

وتوجد الكاروتينيدات الطبيعية ، فى صورة الوضع المخالف Trans configuration ، وهو الغالب ، كما فى الشكل الموضح ، طبقا لإقتراح Zechmeister (1949) .

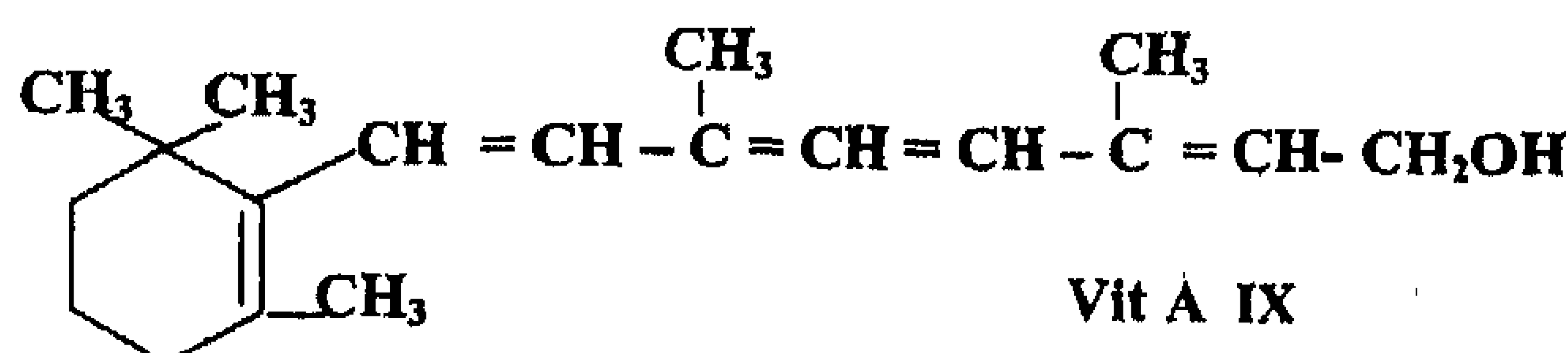


الشكل البنائى لجزئ كامل من بيتا كاروتين ، فى الوضع المخالف Trans

وقد يتواجد الكاروتين ، فى صور أخرى من المشابهات الفراغية ، وهو الذى يظهر التباين الكبير فى النشاط الفسيولوجى ، مع إختلاف قدرتها على الإمتصاص الطيفى ، فمنها – كما ذكرنا – كاروتين A، B ، C ، وتعمل جميعها كمولدات لفيتامين A ، provitamin لقدرتها ، الفائقة ، على التحول من صورة لأخرى ، داخل الأنسجة النباتية ، إنزيمياً ، مع إختلاف فعاليتها ، أو تأثيراتها الفسيولوجية .

ويشجع إنقسام جزئ الكاروتين ، وجود مجاميع الميثايل ، فى الوضع ١ ، ٦ ، وليس فى الوضع ١ ، ٥ . ويؤكد هذا الإقتراح – أى تخليق الفيتامين من إنقسام جزئ الكاروتين – إمكانية تحويل الزانثوفيل Xanthopyhll ، والزنثانين Zenoxanthin ، وهى مركبات غير فعالة بيولوجياً Biologically inactive ، وفصلهما إلى

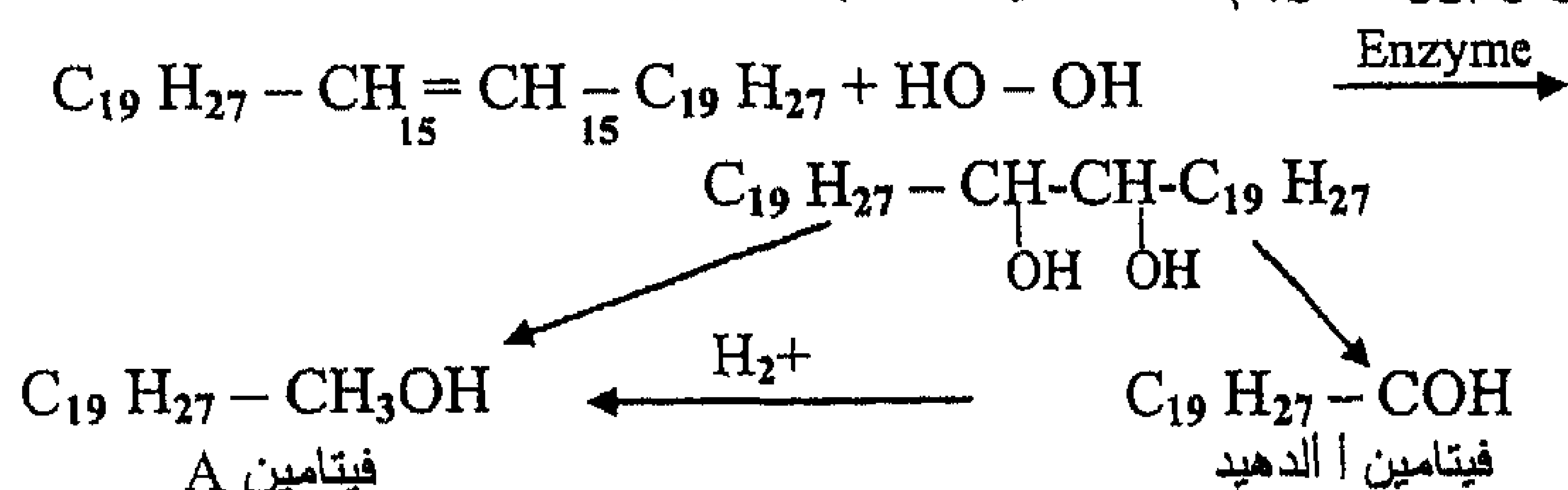
فيتامين A فى المعمل *in vitro* ، وهو مادة فعالة حيويا ، بالمعاملة بثالث بروميد الفوسفور ، حسب :



كما أشار كل من Euler , Karrer and Zubrys (1934) ، إلى إمكانية تحويل كاروتين A ، B ، إلى فيتامين A أو مشتقاته (٤ ، ٦ داى هيدروكاروتين) بتفاعلهما مع حمض البوريك المركز ، وعلى البارد Zechmeister (1947 and 1945) حيث تتشبع إحدى حلقات الأيونون بالهيدروجين .

كما وجد Karrer (1934) ، أن كاروتين ألفا ، وبيتا ، يمكنهما التفاعل ، تحت ظروف خاصة ، مع اليود ، تفاعلاً إضافياً ، وتكوين مشتقات ثنائية اليوديد Diiodides ، وهى مركبات فعالة فسيولوجيا .

كما يمكن تحويل بيتا كاروتين إلى ألفا كاروتين (Koehn 1948) فى وجود الألفا توكوفيرول ، ويتم ذلك ، كميا ، حسب التفاعل :



مشتقات ومشابهات فيتامين A

يتخلق فيتامين A ، ومشتقاته المتشابهة ، بكميات ضئيلة للغاية ، من مولداته الكاروتينية ، وخاصة البيتاكاروتين . وهو يتواجد ، بكثرة ، فى الطبيعة ، مرافقاً ، عادة ، للكلوروفيلات ، بالأجزاء الخضرية ، والأوراق الخضراء ، من النبات ، كما يوجد منتشراً فى الجذور ؛ مثل الجزر ، والبطاطا الحلوة ، والثمار ، مثل التفاح ، والموالح . كا لوحظ وجوده فى أنواع من الطحالب ، والبكتريا .

ويوجد مشتقات ، ومشابهات ، فيتامين A ، عادة ، كنتيجة طبيعية للتحولات الغذائية فى النبات ، حيث يعاد ترتيب الذرات داخل جزئ الفيتامين ، حسبما تقتضيه ظروف الخلية الحية ، إما بالأكسدة ، أو بالإختزال ، أو بنزع ، أو إضافة ، جزئ ماء ، أو غيرها من التفاعلات .

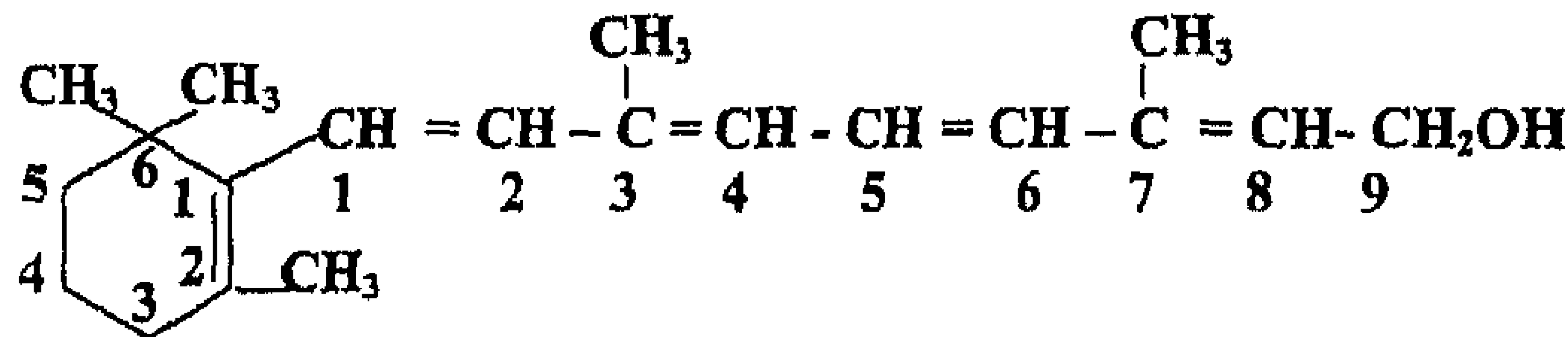
وعادة توجد حالتين من التشابه ؛ الأولى هى نيوفيتامين New vitamin A ، ويعرف بفيتامين A_1 (Vitamin A_1) ، والثانية هى ألدهيد فيتامين Vitamin A Aldehyde A . كما توجد مشتقات أخرى ، ذات أهمية فسيولوجية ، وفعالة ، ولها تأثيرات حيوية هامة ، مثل ، Anhydro vitamin A و Vitamin A acid وغيرهما .

Vitamin A_1 :

وهو أهم أنواع فيتامينات A ، فى المملكة النباتية ، ويعرف بإسم Axerophthol . وينتشر بكميات ضئيلة ، للغاية ، فى جميع الأعضاء الخضرية بالنبات ، وقد يوجد بصورة مختزلة ، بشكل مولدات كاروتينية ، فى الجذور ، والسوق ، والثمار .

وأهم مصادر فيتامين A_1 ، جذور الجزر الأصفر ، وأوراق السبانخ ، فقد قدرت كمية الكاروتين فى الجزر الأصفر بما يكافىء 7000 -3500 وحدة دولية ، International unit (IU) ، لكل جرام مادة نباتية غضة . بينما يكافىء كاروتين السبانخ حوالى 36000 -9000 وحدة ، لكل 100 جرام نباتى غض .

كما يحتوى كثير من الزيوت ، والدهون ، النباتية ، على فيتامين A_1 ، ولكنه يتلف سريعاً ، إذا تمت هدرجتها ، حيث تتشبع الروابط الزوجية ، فى الفيتامين ، أو مولداته ، مكونة مركبات أخرى ؛ أهمها إسترات الأحماض الدهنية . وأول من تمكن من إثبات التركيب البنائى لفيتامين A1 هو Karrer (1936) ، وذلك على النحو الآتى :



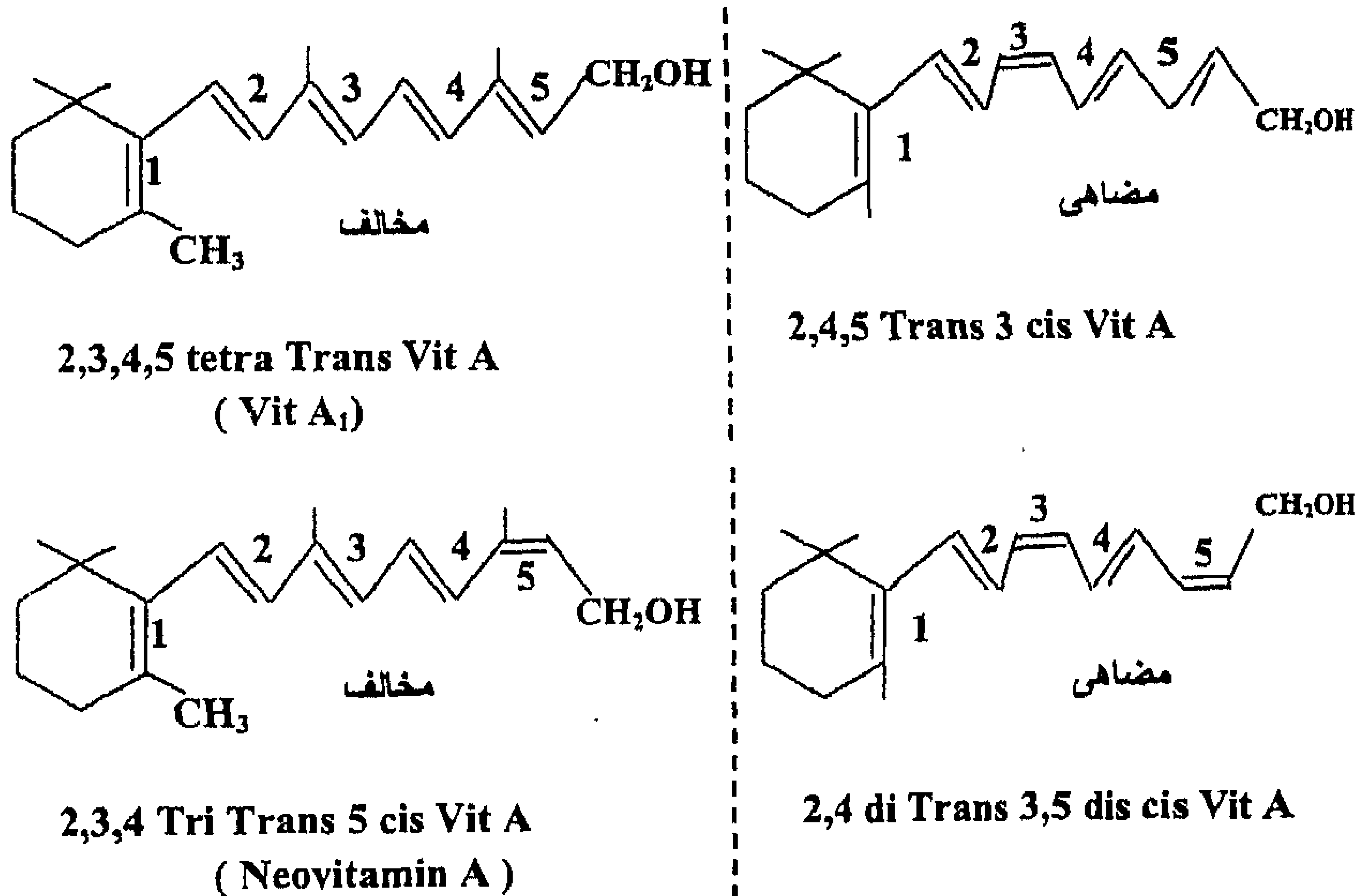
فيتامين A_1

ويتبين من التركيب ، أن القانون الجزئيى لفيتامين A1 ، هو $C_{20}H_{29}OH$ ، وأنه يحتوى على خمس روابط زوجية ، وحلقة كربونية .

ويؤكد وجود الروابط الزوجية ، والحلقة الكربونية ، فى الجزئ ، إمكانية هدرجة Hydrogenation جزئ الفيتامين ، فى وجود عامل ملامسة ، وتكوين Perhydro vitamin A ($C_{20}H_{40}O$) . كما أمكن إستغلال وجود مجموعة الكحول الأول فى جزئ الفيتامين ، فى تحضير مشتق الفيتامين الألدهيدى ، المعروف بإسم Axerophthal ($C_{20}H_{28}O$) .

وعندما تمكن Karrer and Morf (1933) من تحضير فيتامين A_1 المهدرج ، Perhydro vitamin A ، فى المعمل . وجد أن صفاته الطبيعية ، والكيماوية ، مشابهة ، تماماً ، لفيتامين A ، الناتج عن البيتاكاروتين .

وينتشر فيتامين A_1 فى النبات ، فى واحد ، أو أكثر ، من أوضاع التشابه الهندسية ، المخالفة ، والمضاهية ، Trans and cis position ، تحت ظروف خاصة . وقد توجد جميع هذه الأوضاع فى وقت واحد ، كما يمكن تحويل أحداها إلى الأخرى ، داخل الأنسجة النباتية *in vitro* ، كما ثبت ، عمليا ، فى المعمل *in vitro* ، فى وجود الضوء ، وآثار من اليود ، حسب :



2,3,4,5 tetra Trans Vit A
(Vit A_1)

2,4,5 Trans 3 cis Vit A

2,3,4 Tri Trans 5 cis Vit A
(Neovitamin A)

2,4 di Trans 3,5 dis cis Vit A

نيو فيتامين Neovitamin A A

وتركيبه البنائى 2,3,4 Tri – trans 5 cis vit .A ، ويوجد فى الطبيعة مختلطا، وبنسب متباينة ، مع فيتامين A ، كأحد متشابهاته الهندسية ، وله نفس التأثير الفسيولوجى لفيتامين A . واول من تمكن من عزله Robison and Baxter(1947) ، كما أمكنهما التعرف عليه ، وفصله من الجزء الغير متبلور لفيتامين A .

ألدهيد فيتامين A

ويعرف بإسم Retinene ، ويوجد بالنباتات الراقية ، بوضع ، أو أكثر ، من المشابهات الهندسية لفيتامين A ؛ أى على أربع حالات من التشابه المخالفة ، والمضاهية ، ويتخلق الدهيد فيتامين A ، فى النبات ، من أكسدة فتيامين A ، أو البيتا كاروتين ، كما ثبت ذلك ، عملياً ، بإستخدام فوق البرمنجات ، فى وجود حمض مخفف ، أو بإستخدام ثانى أكسيد المنجنيز . وأول من تمكن من عزله هو Wald (1935) ، من شبكية العين Retina ، وإليه تعزى تسمية فيتامين A الحامضى .

ورغم عدم إمكانية فصل فيتامين A ، الحامضى ، من مصادره الطبيعية ، إلا أنه أمكن تحضيره فى المعمل ، فى الوضع المضاهى الكامل All trans form ، بشكل مادة بللورية . وقد إختبرت قوته الفسيولوجية ، ووجد أنها تعادل ثلثى قوة فيتامين A المتبلور ، مما يوحى بوجود الصورة المخالفة Cis فى النبات .

فيتامين A_3

تمكن Biokhim (1937) من إكتشاف ، وعزل ، الفيتامين من مخلوط من فيتامين A بصورة متشابهة فراغيا ، وإقترح له عدة رموز بنائية ، تتفق مع خواصه الطبيعية ، التى يتشابه فيها مع فتيامين A ، تمثل فى مجملها القانون الجزيئى $C_{32}H_{31}OH$.

وفى العام نفسه تمكن Karrer ، من إثبات رمزه البنائى ، عندما تمكن من تحضير مشتقات له ، بالطرق التكوينية . وقد لاحظ أنه يسلك مسلك فيتامين A ، فى تفاعلاته الكيماوية . كما لاحظ وجوده فى عدة صور مشابهة ، تماماً ، كما فى فيتامين

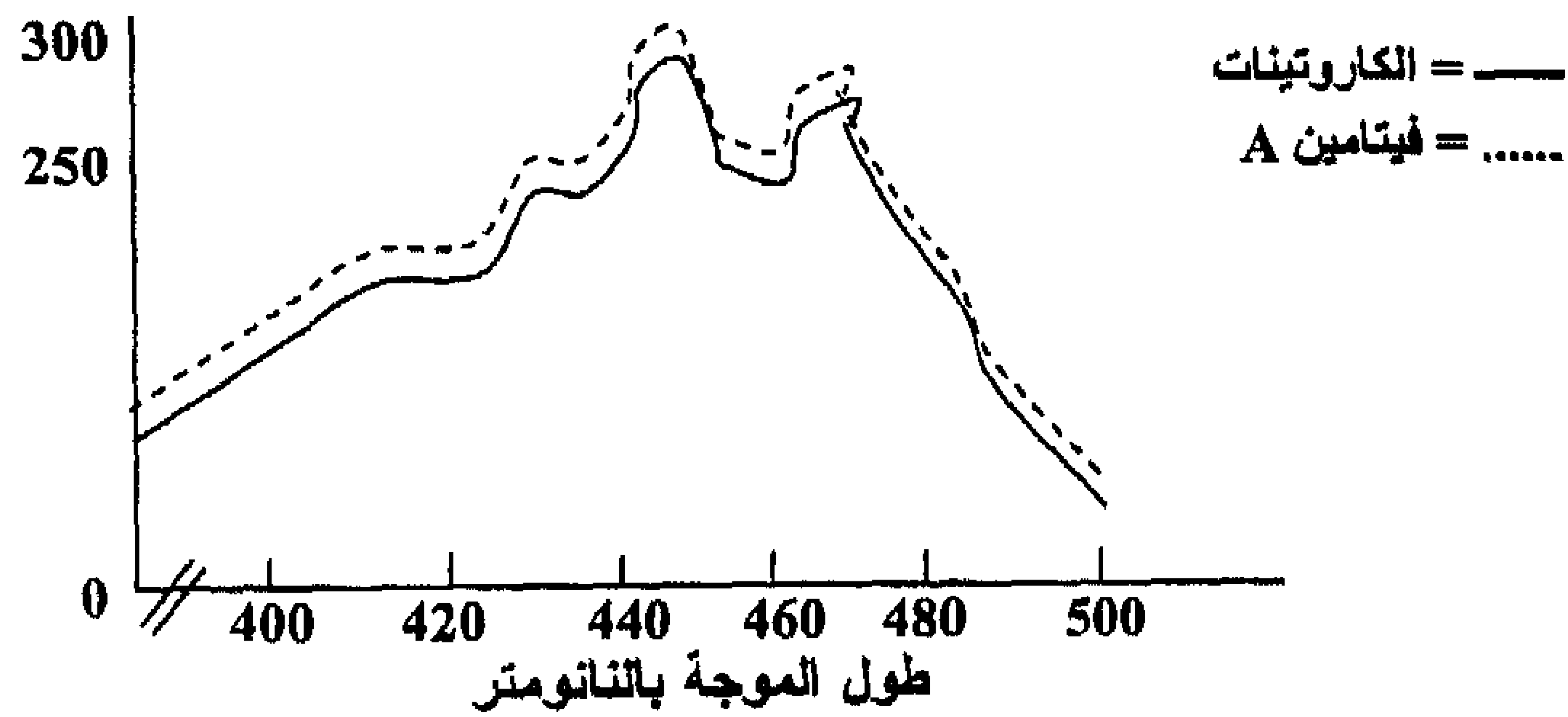
A ، ولم يتمكن من الحصول عليه فى صورة نقية ، تماماً ، لكونه مخلوطاً من عدة مشابهات فراغية.

ورغم تشابه كل من فيتامين A ، وفيتامين A_3 ، فى الصفات الطبيعية والكيماوية ، إلا أن Karrer يرى أن الأخير يختلف عن فيتامين A ، فى المجموعة الطرفية ، فهى مجموعة أخرى خلاف مجموعة الكحول الأول ، فى فيتامين A .

الوظائف الفسيولوجية لفيتامين A

يعمل فيتامين A ، ومشتقاته ، كمضادات للأكسدة ، فهى تساعد على تنظيم التفاعلات الحيوية ، لصالح النمو الطبيعى ، وخاصة ظروف الإجهاد المختلفة . فقد وجد أن توافر فيتامين A أو مشتقاته فى بيئة النمو ، يدفع النبات نحو مقاومة الجفاف ، والملوحة ، وإرتفاع درجة الحرارة ، والصقيع ، كما يزيد قدرته على مقاومة الأمراض ، إلا أن آلية ذلك لم تتضح بصورة جلية ، أو واضحة ، بعد .

وتتركز معظم الدراسات ذات العلاقة بفيتامين A ، أو مشتقاته ، على الدور الذى تلعبه الكاروتينيدات فى حياة النبات . ويرى الباحثون أن فيتامين A ، شأنه فى ذلك شأن الكاروتينيدات ، ذات علاقة بوقاية الكلوروفيلات من الأكسدة الضوئية photooxidation ، كما أنها ذات علاقة بإصطياد ، وتجميع ، الطاقة الضوئية ، اللازمة لإثارة الكلوروفيلات Fluorescence of chlorophyls . ويؤيد ذلك ، أن طيف الإمتصاص لفيتامين A ، يتشابه ، تماماً ، مع طيف الإمتصاص للبيتاكاروتين ، كما يوضحه الشكل التالى :

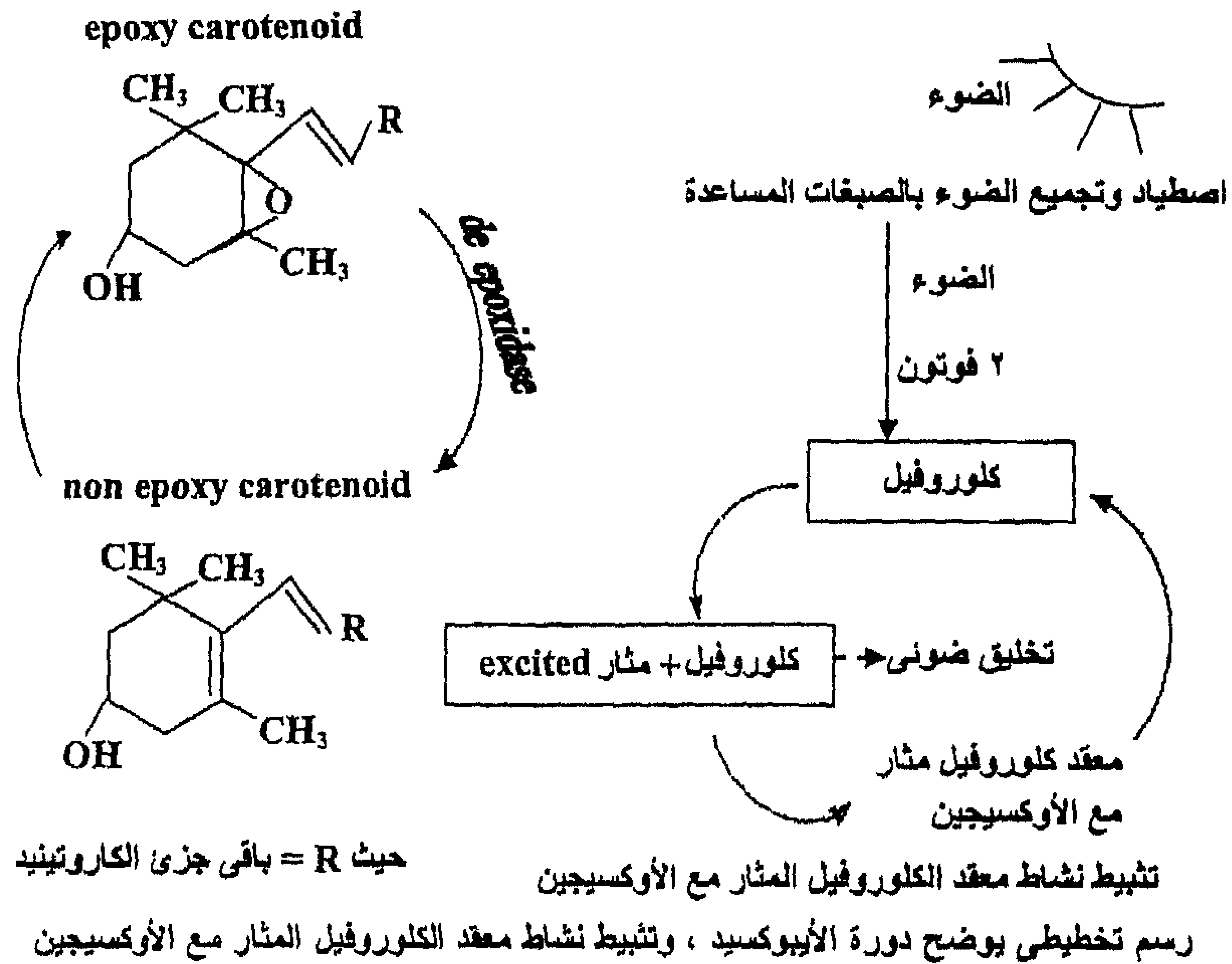


رسم بيانى يوضح طيف الإمتصاص لصبغة البيتا كاروتين وفيتامين A

كما أقيم الدليل على أهمية الكاروتينيدات ، أو فيتامين A ، فى حماية الكلوروفيلات ، من الأكسدة الضوئية ، فى طفرات عباد الشمس ، وطفرة بادرات الذرة البيضاء mutant white seedlings ، وهى طفرات خالية من الكاروتينيدات .

ومن المعتقد أن أثر الكاروتينيدات ، أو فيتامين A ، فى حماية الكلوروفيلات ، من الأكسدة الضوئية ، ربما يرجع إلى أنها تعمل كمستقبلة للضوء ، فتتأكسد ضوئياً وكاروتينيدات ، أو فيتامين A ، إلى مركبات الأيبوكسيد epoxides ، ويتكون رابطة زوجية ، فى الجزئ المكون لها . وفى الظلام ، تختزل الكاروتينيدات الأيبوكسيدية ، إنزيمياً . وقد تأكد ذلك من إمكانية تحول الكاروتين Carotine إلى زانثوفيل Xanthophyll ، فى البلاستيدات الخضراء المعزولة ، من السبانخ ، فى الضوء . أى أن هناك تفاعل اختزالى ، يحدث فى الظلام ، لتحويل epoxy carotenoid إلى nonepoxy carotenoid ، تحت تأثير إنزيم Carotenoid deepoxidase ، والعكس صحيح ، حيث تتم الأكسدة فى الضوء .

ويتضح ذلك من خلال دورة الأيبوكسيد epoxide cycle ، وهى دورة خاصة بحماية الكلوروفيلات ، من الأكسدة الضوئية .



رسم تخطيطى يوضح دورة الأيبوكسيد ، وتثبيط نشاط معقد الكلوروفيل المثار مع الأوكسيجين

وتوضح الدورة أن الكلوروفيل المثار ، نتيجة امتصاصه الفوتونات الضوئية ، التى قام بإصطيادها وبتجميعها الكاروتنيدات ، يعود لحالته الأصلية ، بعد إشتراكه فى تفاعلات تخليق الطاقة ، وقرائن إنزيمات الأكسدة والإختزال ، اللازمة لتفاعلات التخليق الضوئى . وقد يحدث إرتباطاً بين جزئ الكلوروفيل المثار وأكسيجين الهواء الجوى ، مكوناً معقد تركيبى ، يؤدى إلى أكسدته ضوئياً . وهذا المعقد من الممكن تثبيطه ، أو إيقاف نشاطه . وبهذا لا يتأكسد الكلوروفيل ، حيث يتم حمايته ، عن طريق ارتباط الأوكسجين الجزيئى ، مع مركب nonepoxy carotenoid ، والذى بدوره ، يؤكسد ، مكونا مشتقات epoxide carotenoid ، وهكذا . . من خلال تفاعلات ضوئية ، وظلامية ، على الترتيب .

٢- فيتامين D

وهو يتبع مجموعة الإستيرولات ، القابلة للذوبان فى الدهون ، ويتواجد على عدة صور ، حسب المصدر الناشئ منه ، ومن هذه الصور فيتامين D_2 ، وهو الكالسيفرول ، المشتق من الأرجسترول ، وفيتامين D_3 . المشتق من ٧ – ديهدروكوليسترول . بتعريضها للأشعة الفوق بنفسجية ، وفيتامين D_4 ، وينتج من معاملة ناتج إختزال الأرجوستيرول ، أيضا ، بالأشعة فوق البنفسجية .

ويستخلص فيتامين D من النجيليات ، فهو يتراوح فى القمح بين ١,٥ – ٢ ميكروجرام ، أى ما يعادل ٦٨ وحدة دولية . وترجع أهمية فيتامين D ، فى مزارع الأنسجة النباتية ، إلى تنشيط عمل إنزيم phosphatase ، وإنزيم phospholipase Adenozine triphosphatase , Arginine kinase , Adenyl kinase . كما يعمل الفيتامين على سرعة امتصاص عناصر الكالسيوم ، والفوسفور ، وزيادة نسبة حمض الستريك . والزيادة من الفيتامين تسبب زيادة حركة وسرعة إنتقال عناصر الفوسفور ، والكالسيوم من الأنسجة ، والأعضاء ، المسنة ، إلى الأعضاء الحديثة .

ويعتقد أن فيتامين D ضرورى لتكوين الأغشية الخلوية ، والصفيحة الوسطى ، والحفاظ على نفاذية الخلايا ، بصورة طبيعية ، وربما يدخل معقد الإنزيم مع الدهون الفوسفاتية ، فى تكوين ، أو تنظيم ، الأغشية الخلوية ، مثل الليسيثين الكالسيومى Calcium lecithin . ويساعد الفيتامين فى الإنقسام الميتوزى العادى ، فى مزارع

الأنسجة النباتية ، وقد يرجع ذلك لإشتراكه فى تنظيم الكروماتين Chromatin ، فى خيوط المغزل Spinde ، أثناء الإنقسام.

٣- فيتامين E

ويعرف بإسم التوكوفيرول Tochoferol ، وهى كلمة مشتقة من كلمتين ، يونانيتين ، هما : Toko للمقطع الأول و phero للمقطع الثانى ، ويعنى الأول ميلاد الطفل ، والمقطع الثانى يعني نقل أو حمل . ولذا يفيد ، فى الإنسان ، كفيتامين مانع للعقم Anti sterility factor . وهناك من الدراسات التى تجرى على النبات ، فى الحقل ، وفى مزارع الأنسجة النباتية ، للوقوف على تأثيره الفسيولوجى .

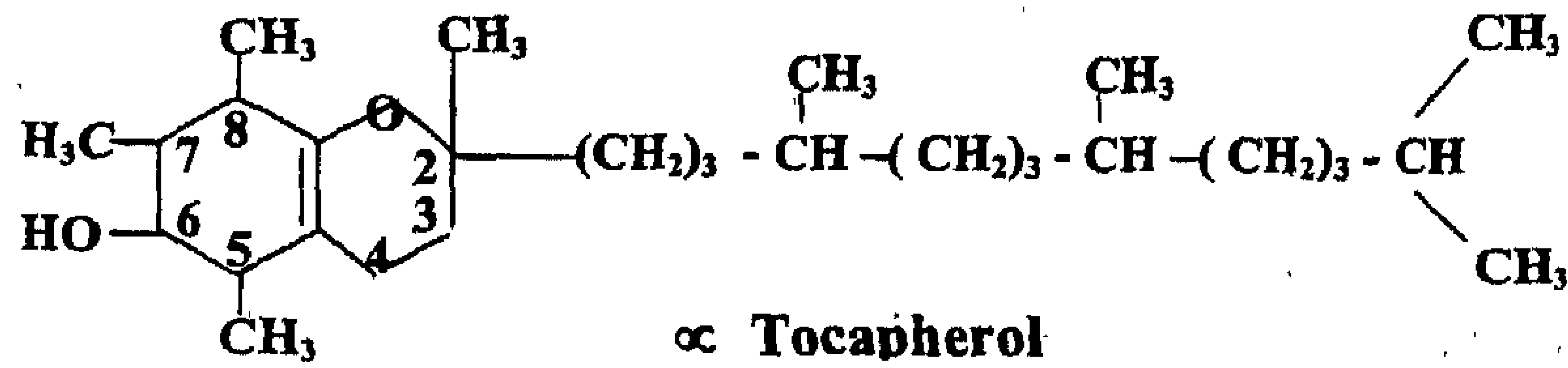
وفيتامين E من المواد الهامة المضادة للأكسدة Anti oxidants ، مثل التى تتواجد فى الزيوت . وقد إكتشف منذ عام 1920 ، حيث لاحظ Mattil and Conklin ، عدم قدرة الفئران على الحمل ، فى حالة تغذيتها على لبن الأبقار فقط ، ثم وضحت العلاقة بين التغذية ، والإخصاب ، والقدرة على الحمل ، بعد ذلك . فقد لوحظ أن الزيوت المستخلصة من جنين القمح ، تحتوى على كمية كبيرة من عامل حبوب ، يؤثر على الإخصاب ، فى الذكور ، والإناث ، وأطلق عليه فيتامين E ، ويتواجد فيتامين E طبيعياً ، فى جميع الخضروات الورقية ، الطازجة ، مثل الخس ، والبسلة ، كما يتواجد فى الزيوت النباتية كأحد مكوناتها ، وبكمية وافرة ، وقد تمكن كل من Evans and Emerson (1938) من عزلة ، من زيت جنين القمح ، وأطلقا عليه Tocopherol .

ويوجد فى الأنسجة النباتية ثلاث أنواع من هذا الفيتامين ؛ هى ألفا ، وبيتا ، وجاما ، توكوفيرول ، تختلف عن بعضها البعض ، فى عدد ، وأوضاع ، مجاميع الميثايل الإستبدالية ، كما تمكن Feruhols (1938) من عزله ، وإثبات تركيبه البنائى ، وهو سائل زيتى ، أمكن الحصول عليه فى حالة متبلورة ، بشكل إستر حامض ألوفانيك $COOH-NH-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-NH_2$ Allophanic acid .

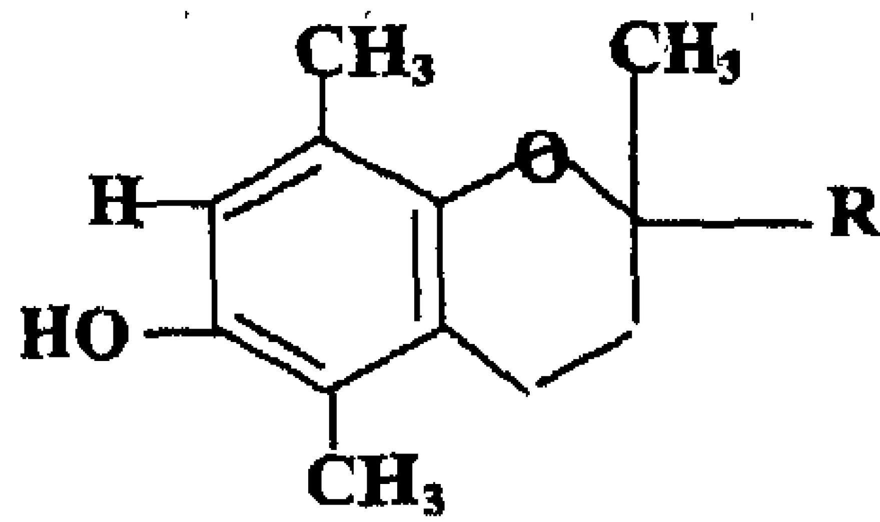
ويتبين من رمز الألفا توكوتيرول ، أنه مشتق إستبدالى ، لهيدروكسى كرومان ٦- ، مع سلسلة فينول جانبية Substituted 6 hydroxyehromans with

A phytol side chain . ويحتوى البيتا توكوفيرول على ذرة هيدروجين فى الوضع ٧ ، بدلاً من مجموعة الميثايل ، التى توجد فى الألفا توكوفيرول . فى حين لا يحتوى الجاما توكوفيرول على مجموعة الميثايل فى الوضع ٥ ، ويحل محلها ذرة هيدروجين.

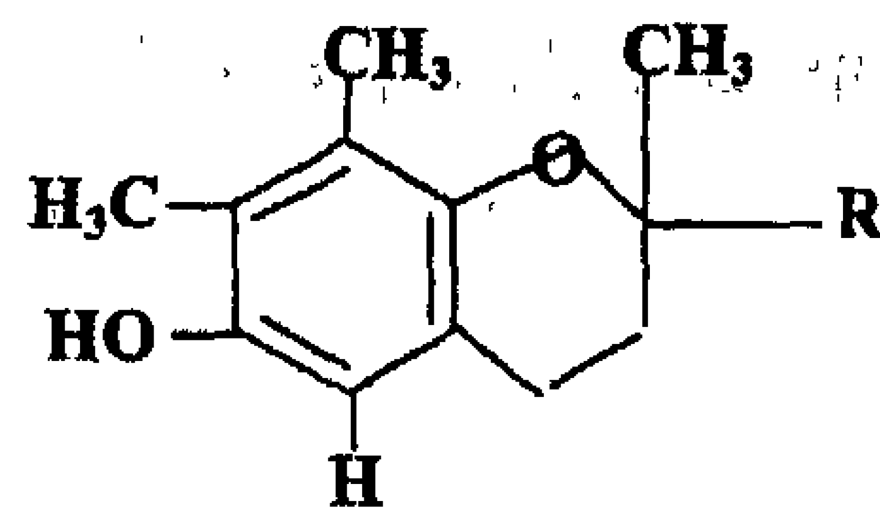
وفى عام 1906 ، تمكن Stern *et al* من إكتشاف فيتامين E_4 ، وعرف بإسم d. Tocopherol ، وفصله من زيت فول الصويا ، وهو فيتامين لا يحتوي على مجموعتى ميثايل فى الوضعين ٥ ، ٧ . والأشكال البنائية الآتية توضح ذلك :



∝ Tocapherol



β – Tocopherol



ɣ – Tocopherol

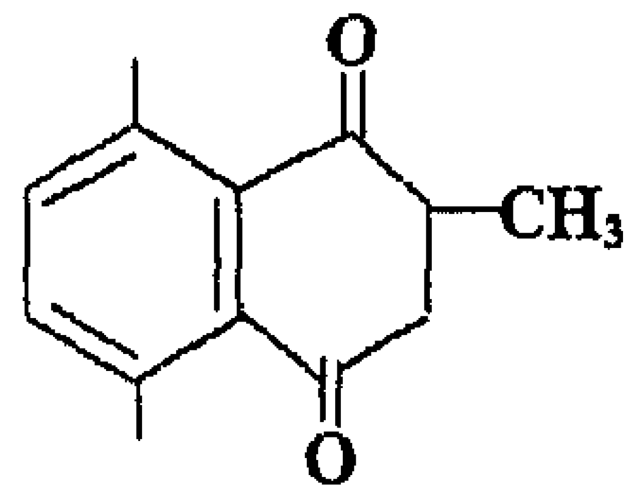
حيث R = السلسلة الجانبية فى الألفا توكوفيرول .

ويتكون فيتامين E ، غالباً ، فى النباتات ، وخاصة فى البذور الزيتية ، وتعتبر أجنة البذور ، والحبوب ، غنية فى محتواها من فيتامين E ، مثل ، جنين القمح ، وبذور القطن ، والنخيل ، والخس ، والفول السودانى . ويحتوى زيت الأرز ، والشعير ، وفول الصويا ، على نسب أقل مما تحتويه زيوت أجنة القمح . وينتشر الفيتامين فى الصورة Ec C – Tocopherol فى جميع الخضروات الورقية المختبرة ، بينما ينتشر النوع ألفا فى الجذر .

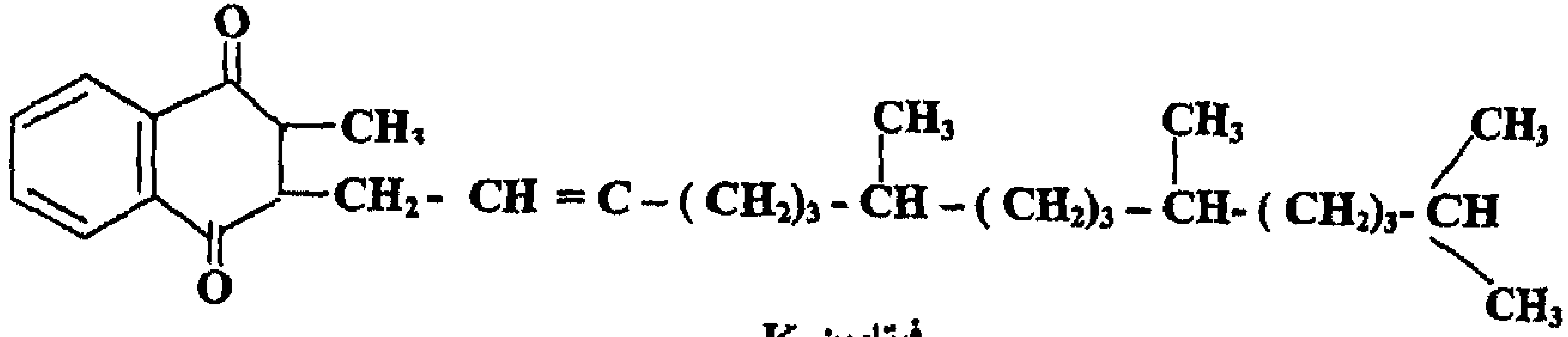
وترجع أهمية فيتامين E ، فى النبات ، إلى كونه عامل فعال فى الإخصاب ، و زيادة نسبة العقد ، ومشجع للإثمار ، إلا أن آلية ذلك غير معروفة تماماً ، وهو عامل هام مضاد للأكسدة ، وخاصة للأحماض الدهنية الغير مشبعة ، كما أنه ضرورى لتنظيم عمليات النمو ، والبناء ، والتنفس . ولو أن معدلات ذلك تختلف بإختلاف النوع النباتى ، فهو يعمل كمرافق إنزيمى لعدد من الإنزيمات ، وأهمها مجموعة إنزيمات الزيماز ، ومحفز لتخليق ، وتكوين ، الفوسفولبيدات ، والأحماض النووية ، وتنظيم الرقم الهيدروجينى ، كما وجد أن له أهمية كبيرة فى النباتات الناضجة ، والأشجار ، والشجيرات ، فله دور واضح فى نمو ، وتطور ، البذور ، ونضج الثمار .

٤ – فيتامين K Vitamin K

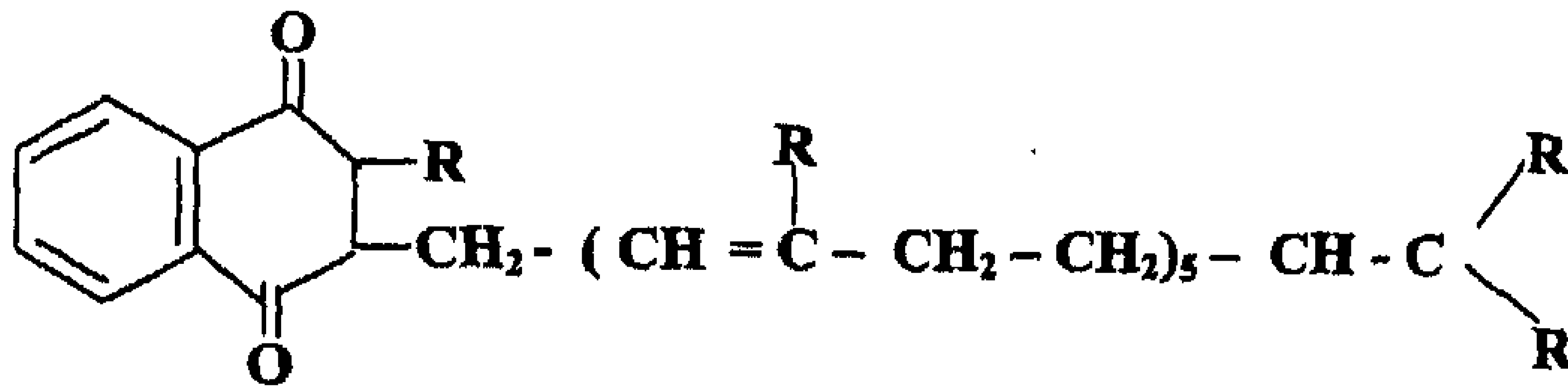
وقد أمكن إستخلاصه من الأنسجة النباتية ، فهو يوجد ، منتشراً ، فى محاصيل الخضر ، كالجزر ، والطماطم ، وغيرهما ، وجميع النجيليات ، وخاصة فى أجنتها . ويتحصل على الفيتامين ، تجارياً ، من إستخلاص رجيع الكون ، وبعض أنواع البكتيريا ، ولم يعرف ، على وجه التحديد ، أهميته الفسيولوجية ، فى النبات ، إلا أنه معروف فى الحيوان ، والإنسان . فهو عامل حيوى مانع للنزيف Coagulation Vitamin Anti Hemorrhogic factor ، وقد عزله Dam and Karrir (1939) من بعض أنواع البرسيم المصرى Alfalfa ، وأطلقا عليه اسم فيتامين K_1 . ثم تمكن Doisy *et al* (1939) من عزل نوع آخر من الفيتامين ، يختلف فى صفاته الطبيعية ، وتركيبه البنائى عن K_1 ، و السلسلة الجانبية ، حسب الشكل البنائى الموضح أدناه . وكلاهما ، يشبه المركب الكيماوى Menadione ؛ وهو عبارة عن 2 methyl 3- phytyl 1,4 – Naphthoquinone ، وله نفس النشاط الفسيولوجى لفيتامين K .



(Menadione)
2 methyl 1.4 naphthoquinone



فيتامين K_1
(2 methyl -3 phytyl – 1,4 naphthoquinone)



حيث $R = CH_3$

فيتامين K_2
(2 methyl -3 Difarnesyl 1.4 naphthoquinone)

ومن المعتقد أن فيتامين K ضرورى لتنظيم عمليات النمو ، بآلية ، أو آليات ، غير معروفة على وجه الدقة ، ويشجع وجود الكالسيوم من نشاط ، وفعالية ، مقاومة ظروف الإجهاد ، وله دور فى تنظيم الإنفاذ الإختيارى للأيونات ، والأحماض العضوية .

٥- فيتامين Antistffness

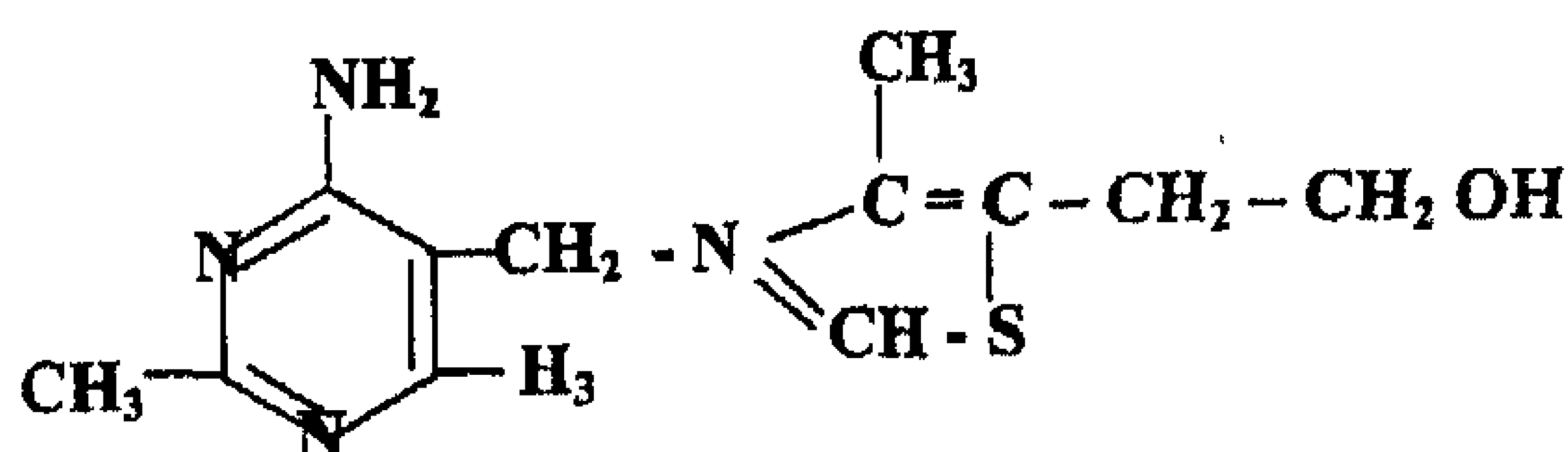
وهو عامل حيوى هام ، مانع للتصلب التكليسى ، فى الأرانب الرومى Guines pigs ، أمكن الحصول عليه فى حالة متبلورة ، من عصير القصب ، ولم يعرف على وجه التحديد ، أهميته الحيوية فى النبات ، كما لم تحدد طبيعته الكيماوية . ولو أن البعض يرى أن معاملة النبات به تؤدى إلى زيادة مستوى الكربوهيدرات ، وتراكمها ، فى الأوراق ، والسوق ، بينما يقللها فى الجذور ، كما وجد أن معاملة غمد الريشة ، فى الشوفان به ، أدى إلى إستطالتها ، وقد يرجع ذلك إلى زيادة مرونة خلاياها ، مع زيادة نفاذيتها .

ثانياً : الفيتامينات القابلة للذوبان فى الماء :

Water – Soluble Vitamins

أ- مجموعة فيتامين B

١- فيتامين B_1 وتركيبه Vitamine B_1 : وتركيبه البنائى :

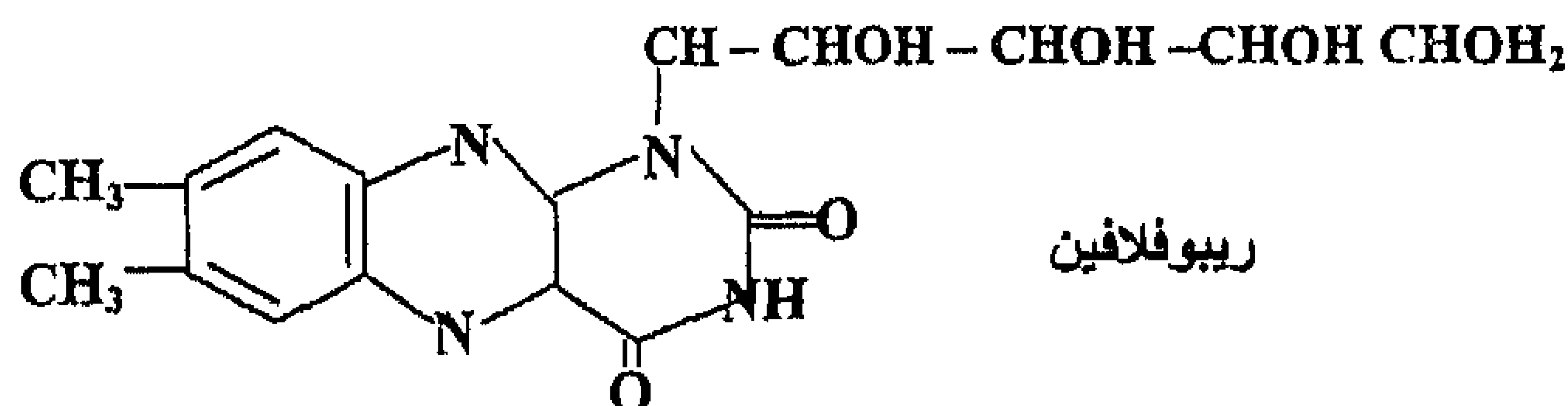


وهو أهم مجموعة الفيتامينات القابلة للذوبان فى الماء ، وأهمية إقتصادية ، ويعرف بالثيامين Thiamine ، أو الأنيرين Aneurine . أمكن الحصول عليه فى حالة بلورية ، من بقايا الأرز ، بعد صقله ، أو ضربه . وهو واسع الإنتشار فى النبات ، ويوجد فى حالة حرة ، وعلى هيئة فوسفات الثيامين ، وبذور القطانى Pulses . وحبوب النجيليات غنية ، جداً ، فى محتواها من فيتامين B_1 ، وخاصة طبقة الأليرون ، والعصيفات .

وقد تمكن الكثيرون من فصله ، ومعرفة تركيبه الكيماوى ، ويمكن اعتباره أحد مشتقات Thiozole – pyrimidine . وأمكن تقدير الفيتامين بالطرق اللونية البسيطة Colorimetric methods ، حيث يمكن التحول تحت تأثير العوامل المؤكسدة الضعيفة ، إلى الثيوكروم ، فيتأكسد الأنيرون إلى الثيوكروم ، ذات الوميض الأزرق ، بفعل أملاح حديدى السيانيد ، ويتناسب كثافة اللون الأزرق ، تناسباً طردياً ، مع درجة تركيز الفيتامين ، فى العينة .

التركيب الكيماوى

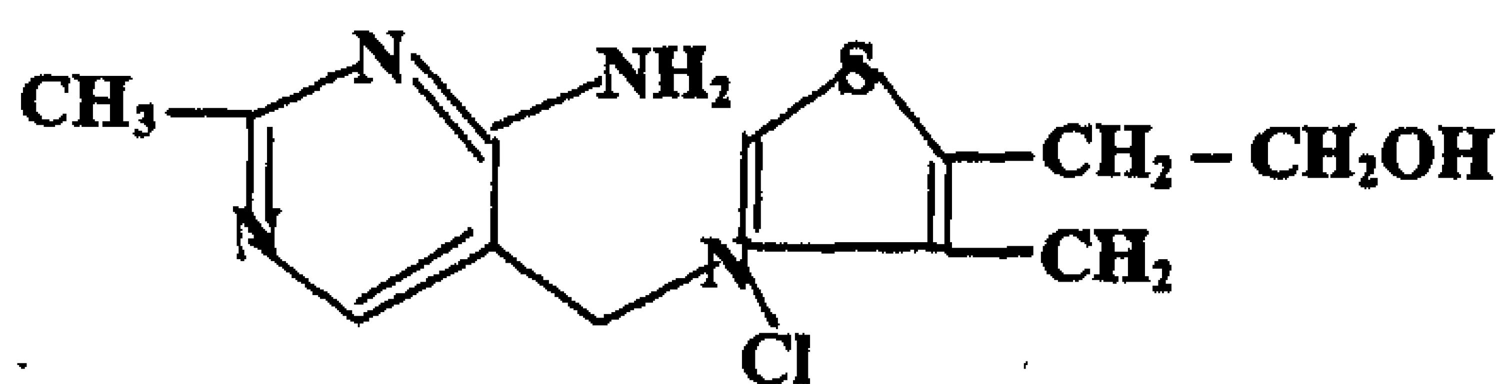
يمكن إعتبار مجموعة فيتامينات B ، مشتقات للثيازول بيرميدين : Thiozol –pyfimidne



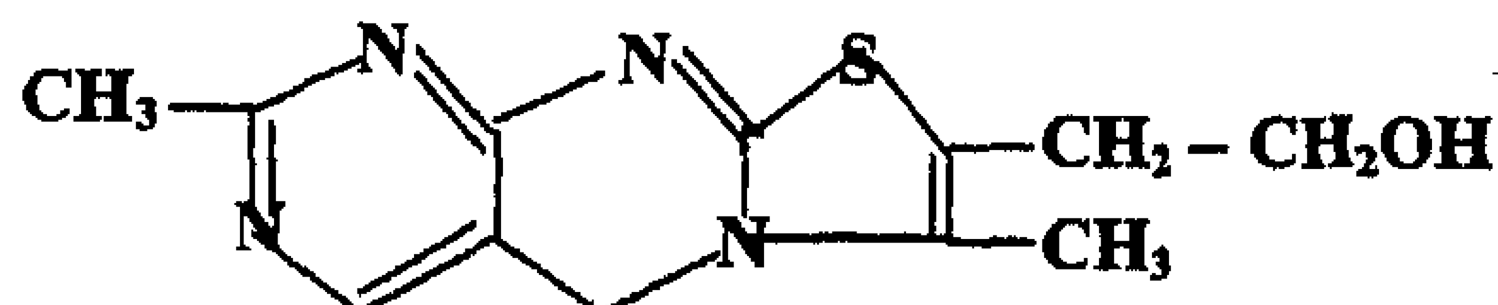
تخليقه وإنتقاله Synthesis and Transport

يتخلق الثيامين فى النباتات الخضراء ، وخاصة فى الأوراق . والضوء ضرورى لتخليقه . ويبدو أن أنسجة الجذور تعجز عن تخليقه . كما يتخلق فى كثير من الخمائر ، والبكتريا ، والطحالب ، والفطريات .

وينتقل الفيتامين ، بسهولة ، من الأورق إلى الأنسجة الأخرى ، التى لا تستطيع تخليقه ، حيث يظهر أثره الفسيولوجي . فقد وجد أن جذور الطماطم ، تعتمد على الأجزاء الهوائية ، كمصدر لفيتامين B .



Thiamine hydrochloride



Thiochrome

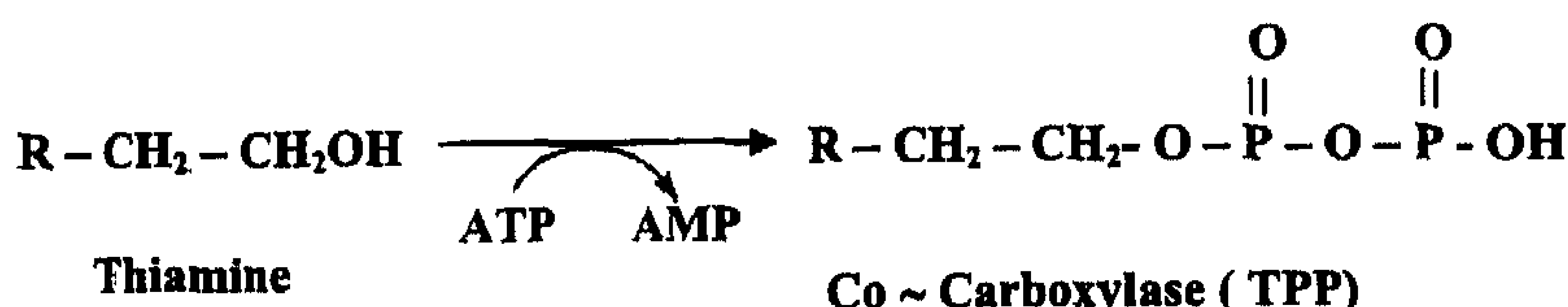
ولم يُعرف الكثير عن ميكانيكية ، أو آلية ، تخليق فيتامين B_1 ، فى أى من الكائنات الحية ، التى يتواجد فيها . وبوجه عام ، فإن جميع النباتات ، على إختلاف أنواعها ، تحتاج إلى إمدادها بالمزيد من هذا الفيتامين ، لتكامل عناصر نموها ، وخاصة فى تجارب مزارع الأنسجة النباتية ، مع مراعاة عدم تجاوز التركيز المضاف للبيئة عن 0.5 مجم / لتر ، حتى لا تتحول الجزء الزائد ، عن الحاجة ، إلى Pyramine (2 methyl 4 Amine 5 hydroxymethyl – pyrimidne) ، فى وجود إنزيم Thiaminase ، وهى سامة للنبات ، فى البيئة المغذية .

الأهمية الفسيولوجية

يلعب الإستر الفوسفاتى ، لهذا الفيتامين ، دوراً هاماً فى عمليات التمثيل الحيوى ، والتحولات الغذائية ، وخاصة للأحماض الكيتونية ، فهو عبارة عن قرين إنزيمى لإنزيم Carboxylase . وهو المعروف بالثيامين بيروفوسفات (TPP)

Thiamine pyrophosphate ، المستخدم فى أهم عمليات التحول الغذائى ، مثل إشتراكه ، كعامل مساعد ، فى تخليق Acetyl CoA ، من حمض البيروفيك .

فقد وجد أن كمية المرافق الإنزيمى TPP ، تتناسب طردياً ، مع كمية فيتامين B_1 ، الموجودة بالنبات . ومن المعروف أن قرين إنزيم الكربوكسيليز Co – Carboxylase ، يتكون من إتحاد الثيامين ، مع الأدينوزين ثلاثى الفوسفات ATP ، بإنتقال مجموعة البيروفوسفات P ~ P ، من الأدينوزين إلى الثيامين ، فيكون أدينوزين أحادى الفوسفات AMP ، ويتحرر الإنزيم حسب :



حيث R = باقى جزئ الفيتامين

ويبدو أن جميع البيئات الغذائية ، المستخدمة فى مزارع الأنسجة النباتية ، تحتاج إلى إضافة الثيامين ، حيث لوحظ تحسين النمو فى وجوده ، أما عند نقصه ، أوعدم إضافته ، لوحظ توقف عمليات التحول الغذائى الكربوهيدرات ، عند تخليق حمض البيروفيك Pyruvic acid فقط ، وعدم أكسدتها بعد ذلك ، ويكون ذلك مصحوباً ، غالباً ، بنقص إستهلاك الأوكسجين . فقد وجد أن فيتامين B_1 يعمل على تنظيم إستهلاك الأوكسجين ، فى الأنسجة النباتية المختلفة ، كما يسبب نقصه تراكم فينيل حمض البيروفيك Phenyl pyruvic acid ، وعدم تحوله إلى الحمض الأمينى ؛ المقابل ، فينايل ألانين .

ويمكن إيضاح أهمية فيتامين B1 للنبات ، وفى مزارع الأنسجة ، من واقع نتائج التجارب التى أجريت فى هذا المجال ، فقد وجد أن مختلف الأنسجة النباتية ، تحتاج لإستمرار نموها ، وتحسينه ، إلى مرافق إنزيم الكربوكسيليز ، كما أن وجود مرافق الإنزيم فى الخلايا ، والأنسجة ، تختلف كميتها ، ونسبتها ، بإختلاف نوع النسيج النباتى ، أو العضو المستخدم . ويراعى عند إضافة الفيتامين ، للبيئة المغذية ، عدم إرتفاع درجة حرارتها ، لدرجة الغليان ، حتى لا يتلف . وقد قدّر مقدار التلف بحوالى 60 % من الفيتامين ، عند درجة الغليان . ومن ناحية أخرى ، فإن وجود

الفيتامين لازم لتخليق البروتينات ، والأغشية السيتوبلازمية ، وحفظ حالة الإمتلاء ، فى الخلايا ، كما أنه ضرورى لأكسدة ، وتحلل ، الكربوهيدرات ، كعامل مساعد ، ومنظم للمحتوى المائى ، فى الأنسجة المعاملة . والفيتامين منشط ، أساسى ، للإنزيمات المصاحبة فى تمثيل بعض الروابط الببتيدية ، والعديد من الإنزيمات المصاحبة لتحولات الكربوهيدرات ، كما وجد أن إضافة الفيتامين ، إلى بيئة مزارع الأنسجة ، تدفع النسيج إلى زيادة التفريغ الجانبى فى مرحلة Shooting . وكثيراً ما تفشل مزارع الأنسجة ، التى يستخدم فيها الجذور المفصولة explants عن تكوين الكالوس ، والنمو ، عند عدم إضافته لبيئة النمو .

مصدر الفيتامين

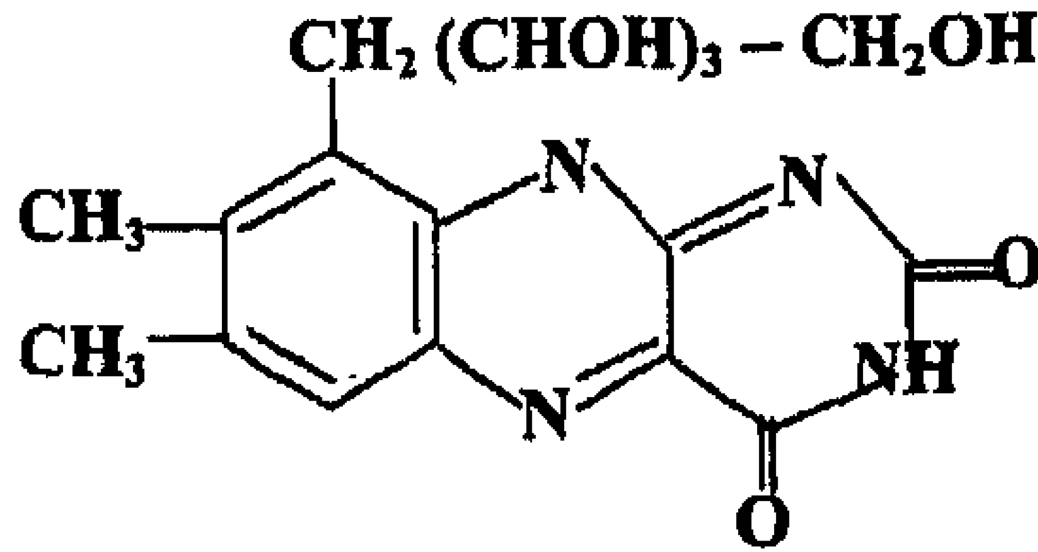
تعتبر القصرة (الطبقات الخارجية) من بذور النباتات ، أهم مصادر الحصول على فيتامين B_1 . كما يعتبر رجيع الكون مصدر هام له . فالخبز المصنوع من دقيق القمح الكامل ، أفضل بكثير من الخبز الأبيض ، الذى لا يحتوى إلا على كمية ضئيلة من هذا الفيتامين ، بسبب فصل النخالة أثناء عمليات الطحن ، والتجهيز .

٢- فيتامين B_2 : Vitamin B_2

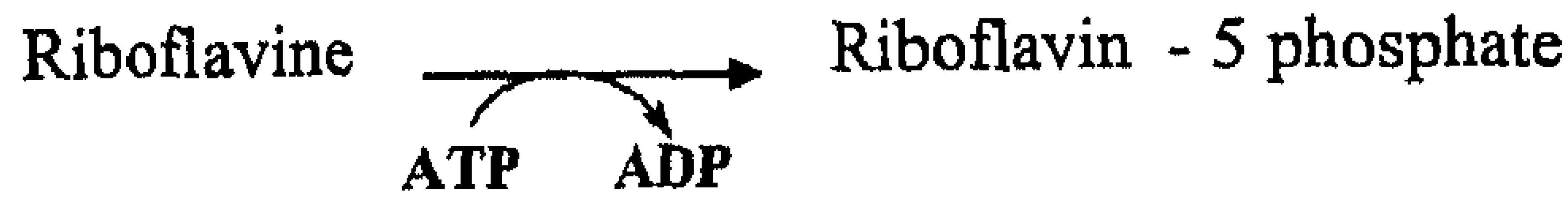
ويعرف بالريبوفلافين Ribo-flavin ، واللاكتوفلافين Lacto- flavin. والرايبوفلاين مادة صفراء اللون ، فاقعة ، قمة إمتصاصها للضوء ، تقع فى المنطقة الزرقاء. توجد منتشرة فى جميع أعضاء النبات ، وخاصة فى الأوراق ، والأزهار ، وأجنة الحبوب ، وكثير من نباتات العلف والمراعى ، مع زيادة تركيزها فى حبوب اللقاح ، ومياسم الأزهار . فقد وجد أن مياسم زهرة الزعفران ، غنية فى محتواها من فيتامين B_2 ، بدرجة مبالغ فيها ، مقارنة بغيرها ، كما وجد أن محتوى البذور من فيتامين B_2 ، وهو محتوى متوسط ، يزداد بدرجة كبيرة ، عند إنباتها . والرايبوفلافين ذو علاقة بالأوكسينات ، ويعتقد وجود آلية مشابهة تعمل فى الضوء ، لتثبيط نمو الساق، فى الإنتحاء الضوئى .

وينتمى الرايبوفلافين إلى الكحولات السكرية . فكحول الريبيتول يمكن الحصول عليه بإختزال مجموعة الألدهيد ، فى جزئ سكر الريبوز .

والرايبوفلافين عامل أساسى ، وضرورى ، للنمو ، ويتبع مجموعة من الصبغات الصفراء ، ذات الوميض، المعروفة بإسم الفلافينات Flavines ، وتوجد فى الأنسجة النباتية بشكل Adenine Nucleotide ، متحدة مع جزئ بروتين ، مكوناً مركب معقد ؛ هو الإنزيم الأصفر Yellow enzyme ؛ وهو إنزيم يحفز مجموعة إنزيمات الديهيدوجينيز Dehydrogenase ، فى العمليات الحيوية المختلفة . كما له دور واضح ، وهام ، فى التحولات الغذائية للكربوهيدرات ، كعامل محفز لعمليات التأكسد والإختزال ، فى الفلافوبروتينات . فبعض هذه البروتينات تحتوى على ريبوفلافين ٥ فوسفات Riboflavin 5 phosphate ، والأخيرة تعمل كمرافق إنزيمى، وهى تتكون فى العمليات الحيوية من تفاعل الريبوفلافين مع الأدينوزين ثلاثى الفوسفات ATP حسب :



Riboflavin (Vit B_2)



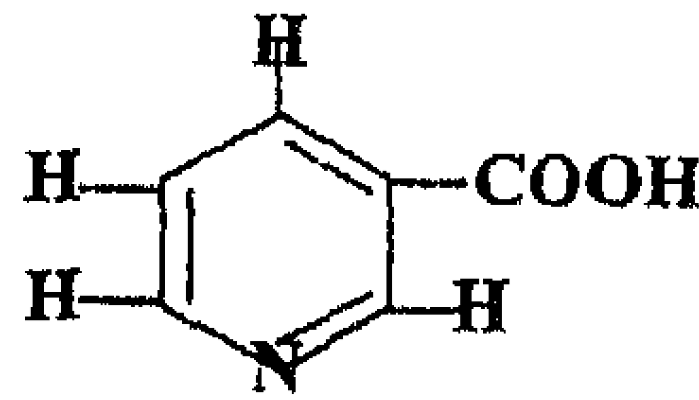
كما يعتبر الريبوفلافين (فيتامين B_2) أساس ، أو قاعدة ، للإنزيمات الهامة . ويلاحظ أن بعض أنواع البكتريا ، مثل ، *Lactobasilli* ، لا يمكنها تخليق هذا الفيتامين ، ويشاركها فى ذلك بعض الأنسجة النباتية ، ولذا يلزم إمداد مثل هذه المزارع البكتيرية ، أو النباتية ، بهذا الفيتامين . فقد وجد أن نقص إمداد مثل هذه المزارع بالريبوفلافين ، يحول دون إستمرار النمو ، أو قد يوقفه ، تماماً .

ويوجد الريبوفلافين ، غالباً ، كمكون أساسى للمرافق الإنزيمى فلافين مونونيوكليوتيد FMN ، وفلافين أدنين داى نيوكليوتيد FAD ، وهى قرائن إنزيمات هامة فى الفسفرة التأكسدية ، ودورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل ، وكمكون أساسى لإنزيم Succinate dehydrogenase ؛ حيث يرتبط القرين FAD به بشدة . وقمة

إمتصاص الريبوفلافين للضوء ، تقع فى المنطقة الزرقاء ، وهى تشترك فى أكسدة الأوكسين الأندولى IAA .

ويرى البعض ، أن هناك علاقة بين الريبوفلافينات وحمض الأبسيسيك ، فى النبات ، فكل منهما يظهر تأثير الآخر .

٣- حمض النيكوتينيك Nicotinic acid



ويعرف بالنياسين Niacin وتركيبه البنائى يوضحه الشكل أمامه :

وحمض النيكوتينيك ، هو الفيتامين المانع للإصابة بمرض البلاجرا Pellagera preventing factor . وينتشر المرض فى البلاد التى تعتمد فى غذائها الرئيسى على الذرة ، لخلوه من حمض النيكوتينيك ، والفيتامين من الفيتامينات الذائبة فى الماء ، فهو يذوب فى الماء الساخن . كما يذوب فى الكحول ، وهو ثابت ، لا يتأثر بالهواء ، أو الضوء ، أو درجة الحرارة ، كما لا يتأثر بالحموضة ، والقلوية . وحمض النيكوتينيك مادة صلبة ، متبلورة ، بيضاء اللون ، تنصهر عند درجة حرارة 235.5 °م – 136.5 °م ، بينما ينصهر أميد هذا الحامض ، على درجة حرارة 129 °م .

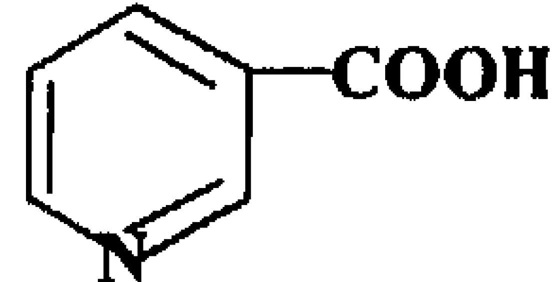
وينتشر وجود الفيتامين فى معظم أعضاء أفراد المملكلة النباتية ، وبجميع أعضائها ، وخاصة الثمار ، فقد وجد أن أعلى نسبة من الفيتامين يتميز بها ثمار البلح الإبريمى ، وسن القمح ، الأحمر والأبيض ، ودقيق القمح ، والردة . كما تزداد نسبته فى كثير من محاصيل الخضر ، وخاصة الملوخية ، والبامية ، وقرع الكوسة ، والباذنجان ، والخبيزة ، ومحاصيل الفاكهة ، مثل الموالح .

ومن الملاحظ أن النباتات التى تحتوى على فيتامين B_2 ، تحتوى ، أيضاً ، وغالباً ، على حمض النيكوتينيك .

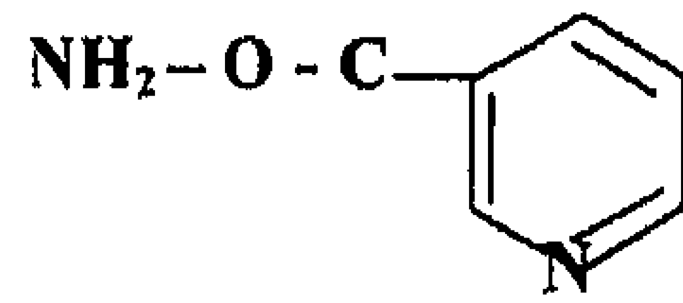
أهميته الفسيولوجية

ترجع أهمية حمض النيكوتينك الفسيولوجية ، إلى دخوله فى التركيب البنائى للقرين الإنزيمى Nicotine Adinine Dinucleotide (NAD^+) ، والذى كان

معروفا بإسم CoI أو Diphospho pyridine Nucleotide ، وكذا قرين الإنزيم Nicotine Adinine Nucleotide phosphate NADP ، والذى كان معروفا بإسم CO II أو Triphospho pyridine Nucleotide . ومن هنا ، تظهر أهميتة الحيوية ، فى التحول الغذائى ، ودورة كربس ، ونقل الإلكترون ، فى دورات الفسفرة التأكسدية ، كما تظهر أهمية إضافته لبيئات مزارع الانسجة النباتية ، كمصدر هام لهذه المرفقات . ويمكن توضيح هذه العلاقات بالتراكيب البنائية الآتية :



Nicotinic acid



Nicotinic acid Amide

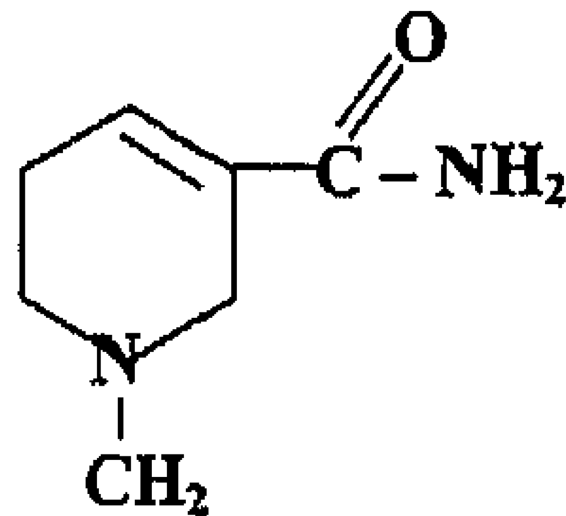
Adinine
|
(D) Ribose suger
|
Phosphoric acid

Nicotinic acid Amide
↑
(D) Ribose suger
|
Phosphoric acid ———————

NAD (CO I , DPN)

ويتخلق حمض النيكوتينك ، فى أنسجة النباتات الراقية ، خلال العمليات الحيوية ، من الحمض الامينى التربتوفان Tryptophane . فقد ثبت أن التربتوفان يتحول إلى حمض النيكوتينيك (النياسين) أثناء العمليات الحيوية ، فى الضوء والظلام ، على السواء . كما ثبت أن كل منهما – الحمض الأمينى التربتوفان وحمض النيكوتينيك – يمكن أن يحل كل منهما محل الآخر ، فى تجارب زراعة الأنسجة النباتية .

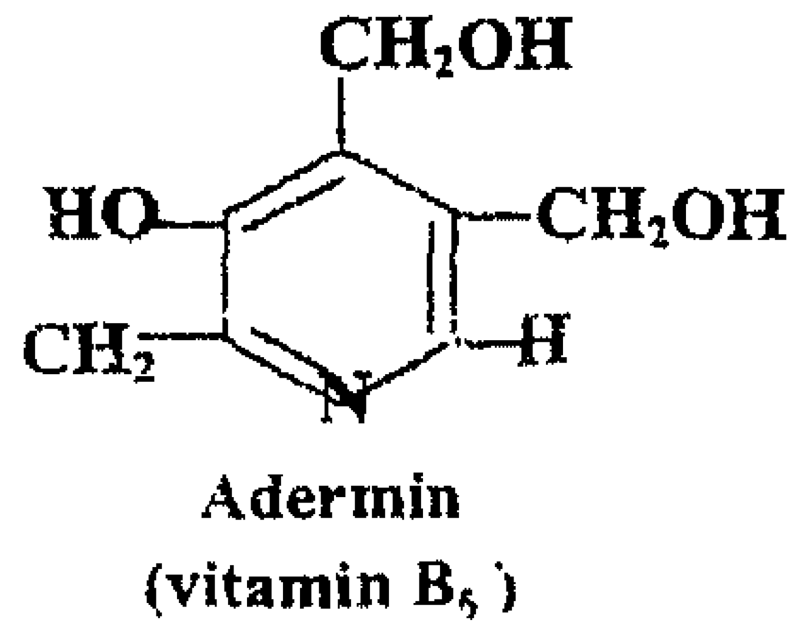
وهنا لا يمكن إغفال العلاقة بين حمض النيكوتينك كفيتامين ، أو مشتقاته ، والأوكسينات، فكلاهما متضادان ؛ حيث يعيق الأثر الفسيولوجى ،



N - methylnicotin amide

لأى منهما ، أثر الآخر ، فى إنقسام ، وإستطالة ، الخلايا . رغم أن أصلهما واحد ؛ هو الحمض الأمينى التربتوفان، وبسبب هذا البادئ المشترك ، بنفاعل حمض النيكوتيك مع الأوكسين ، فى العديد من الوظائف المشتركة .

٤- فيتامين B_6 : Vitamin B_6



Adermin
(vitamin B_6)

ويعرف بالبيريدوكسين Pyridoxine ، كما يعرف بالعامل المانع للأكروديينا ، فى الفار ، Rat Acrodynia ؛ أى العامل المانع لبلاجرا الفار Rat antipellagra factor ، كما يعرف – أيضاً – بإسم أدرمين Adermin ، وتركيبه البنائى يوضحه الشكل أمامه :

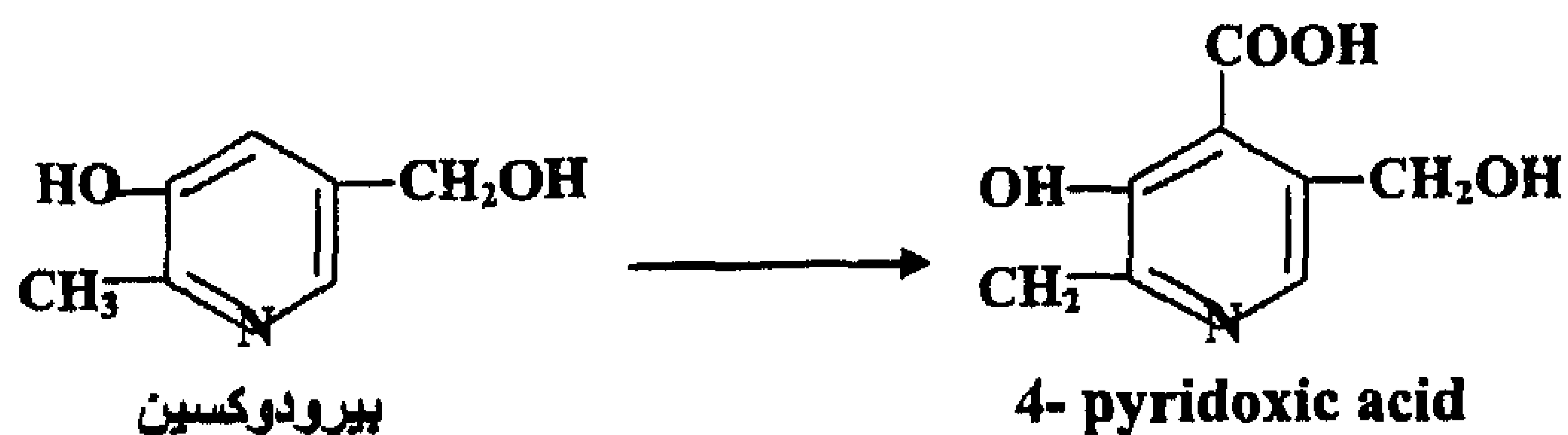
وأمكن عزل فيتامين B_6 من الخميرة ، عام 1938 م ، ثم تم كشف النقاب على وجوده فى جميع أجزاء ، وأعضاء ، النبات .

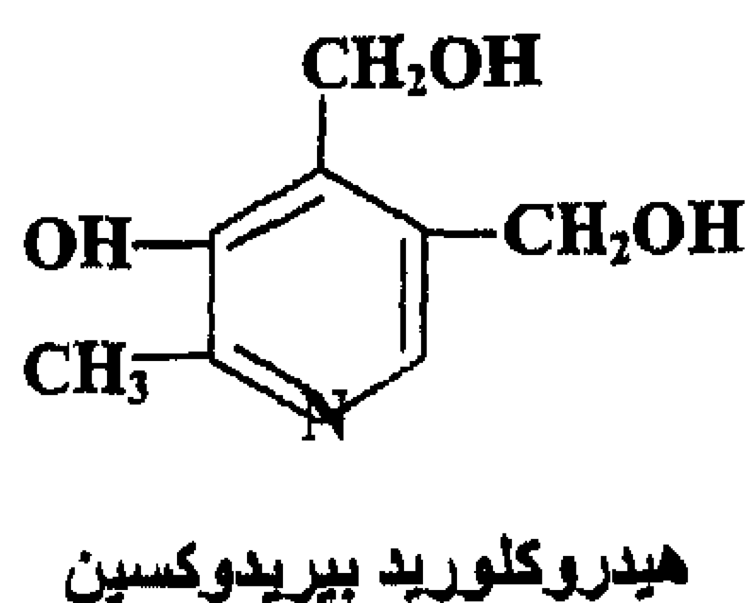
وفيتامين B_6 يطلق على مشتقاته الثلاث ، وهى Pyridoxine hydrochloride و Pyridoxal و Pyridoxamine . وهذه المجموعة الثلاثية ، من مركبات B_6 ، تشبه حمض النيكوتينيك ، ويمكن إعتبارها مشتقات البيريدين Pyridine Derivatives .

وكثير من الأحياء الدقيقة ، والنباتات الخضراء ، لها القدرة على تخليق البيريدوكسين ، خلال العمليات الحيوية .بينما يحتاج البعض الآخر ، لإضافته من الخارج، خاصة فى مزارع الأنسجة النباتية . فقد وجد أن نمو الأعضاء النباتية ، أو الأنسجة المستخدمة ، فى مزارع الأنسجة ، يتأثر كثيراً بفعل البيريدوكسال ، ومشتقه الفوسفورى ؛ بيريدوكسال فوسفات ، بينما لا يؤثر البيريدوكسين ، على النمو بدرجة ملحوظة .

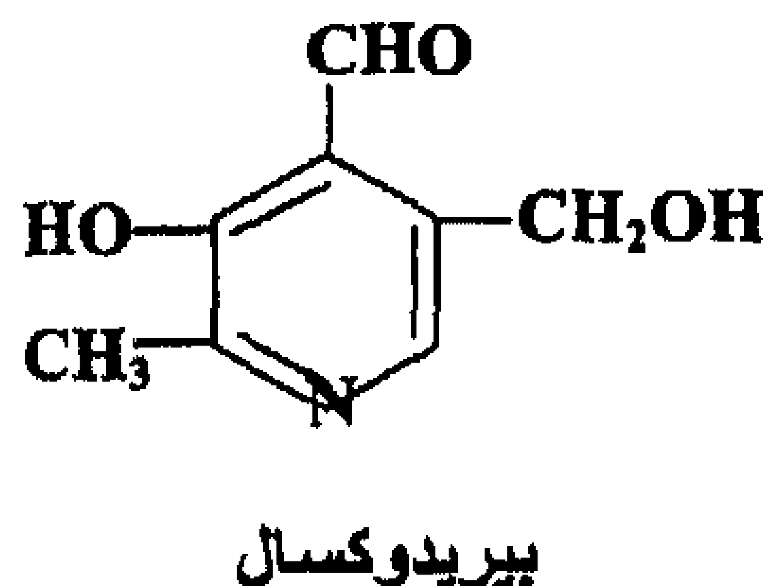
وهيدروكلوريد بيريدكسين ، مادة بيضاء ، متبلورة ، عديمة الرائحة ، تنصهر عند درجة حرارة ٢٠٦ – ٢٠٨ م°، وهى ذات طعم مالح ، وتذوب فى الماء ، وفى الكحول ، ولكنها شحيحة الذوبان فى الأثير ، ومذيبات الدهون الأخرى . وهى مادة لا تتأثر بالحرارة ، أو القلويات ، ولكنها تتأثر بالضوء ، خاصة الضوء البنفسجى .

و البيريدكسامين ، والبيريدوكسال ، مركبات غير ثابتة ، تتلف ، بسرعة ، عند تعرضها للهواء ، أو الضوء ، أو الحرارة ، فى المحاليل المخففة منها . وتوضح التراكيب البنائية التالية ، هذه المركبات ، والعلاقة بينهما .

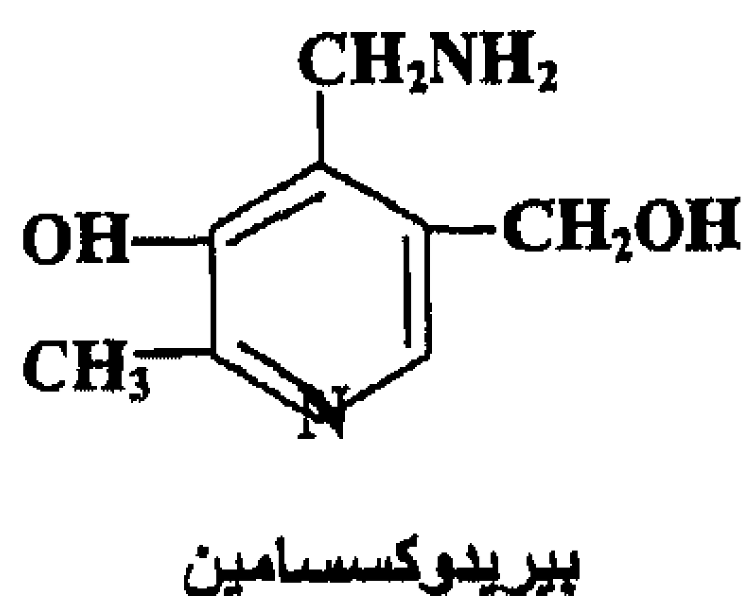




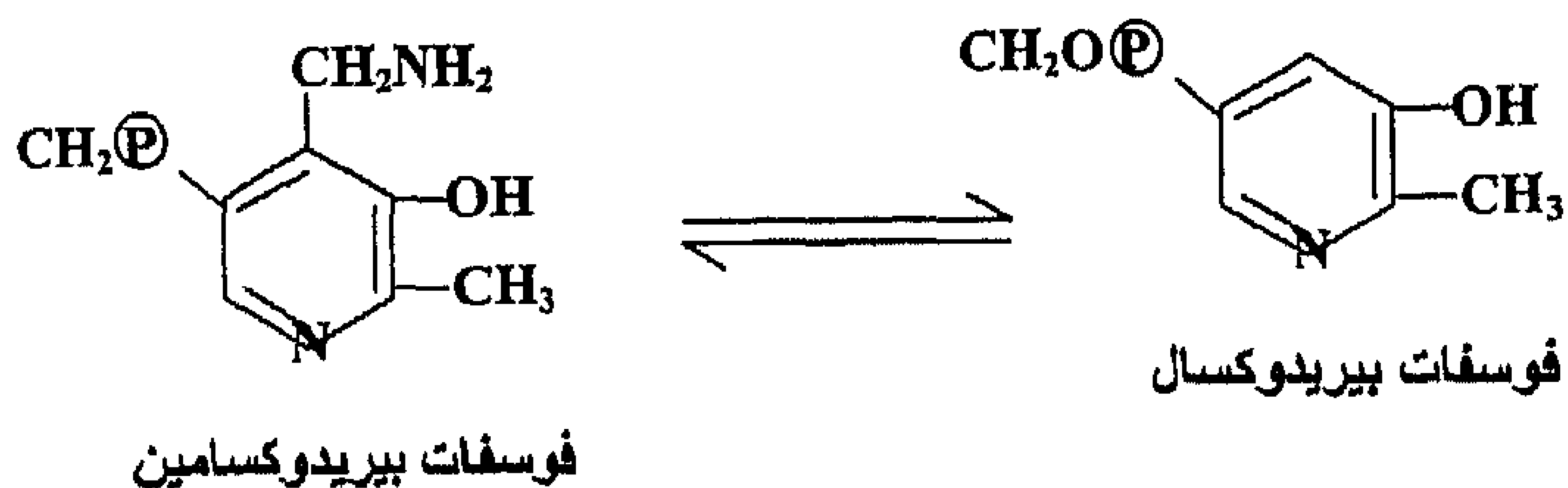
هيدروكلوريد بيريدوكسين



بيريدوكسال



بيريدوكسسامين



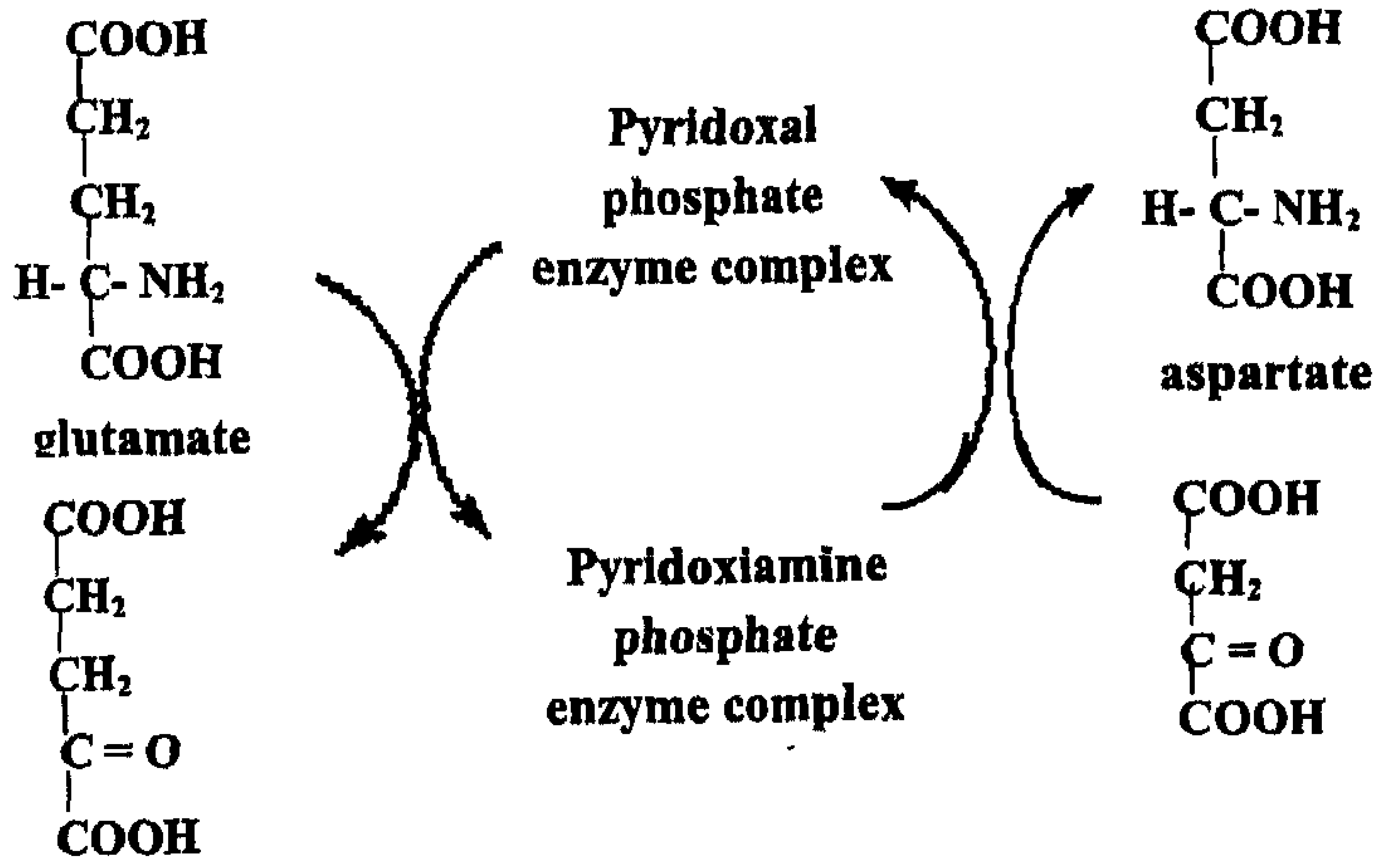
التأثير والأهمية الفسيولوجية

يوجد فيتامين B_6 في كثير من النباتات ، وخاصة ثمار الفاكهة ، وأجنة بعض الحبوب ، وبذور البقوليات ، ومحاصيل الخضر ، كما يوجد في نخالة النجيليات ، كالقمح ، ورجيع الكون ، وعصير القصب ، والجذور ، ويبدو أن وجوده في الجذور يرجع إلى إنتقاله من الأجزاء الهوائية ، لعدم قدرة الجذور على تخليقه .

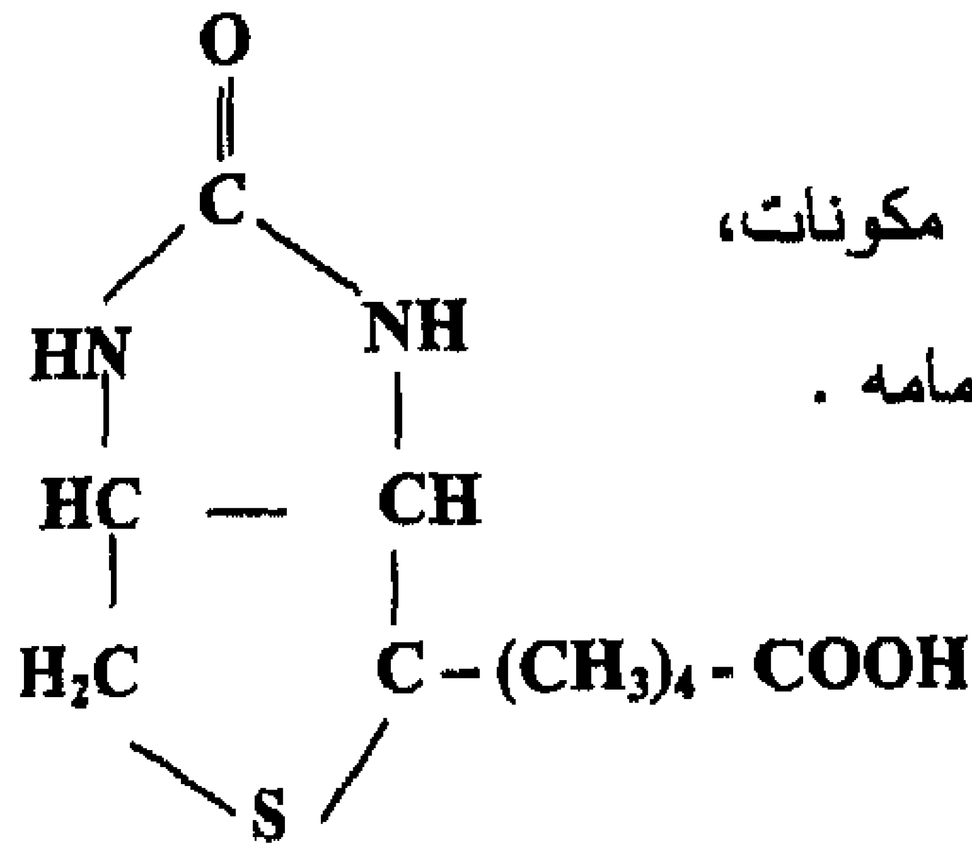
ونقص الفيتامين ، بسبب إختلال كبير في تخليق البروتينات ، والأحماض الأمينية . فالبيريدوكسال فوسفات ، يعمل كقرين لبعض الإنزيمات الخاصة بتحويل الأحماض الأمينية ، وتخليقها ، فهي تختص بنقل مجاميع الأمين deamination ، ونزع مجاميع الكربوكسيل decarboxylation ، خلال مراحل تخليق البروتينات ، في التحول الغذائي .

وبالإضافة لأهمية البيريدوكسال فوسفات Pyridoxal phosphate ، في أيض وتمثيل النتيروجين ، فقد وجد أنه عنصر هام في تنشيط التنفس ، فهو يعمل كمنشط للإنزيمات المشتركة فيه ، وتظهر أهميته ، كثيراً ، في مساعدة بكتيريا الأزوت الجوي ، على زيادة مقدار النيتروجين الجوي ، التي تقوم بتثبيته ، في النبات . كما ثبت أهميته للنمو ، وإنتاج ، أو تخليق ، حمض الأسكوربيك ، وإنزيمات الأكسدة والإختزال .

كما يشترك فوسفات البيريدوكسال ، وفوسفات البيريدوكسي أمين Pyridoxiamine phosphate كمرافق إنزيمي ، يرتبط بشدة ، أو بإحكام ، مع الإنزيم ، وتكتسب مجموعة أمين ، من الحمض الأميني ، ليتكون Pyridoxamin phosphate . وبالتالي ، يتخلق الحمض الكيتوني المقابل ، ثم يحرر فوسفات البيريدوكسي أمين Pyridoxiamin phosphate ، مجموعة الأمين إلى حمض كيتوني آخر ، ليكوّن حمض أميني جديد ، وتنفرد فوسفات البيرودكسال . ويتم ذلك ، إنزيمياً ، بعمليتي نزع مجموعة كربوكسيل ، ونقل مجموعة أمين decarboxylation and transamination حسب :



٥- البيوتين **Biotin**



ويعتبره الكثيرون ضمن مفردات ، أو مكونات، فيتامين B ، وتركيبه البنائى يوضحه الشكل أمامه .

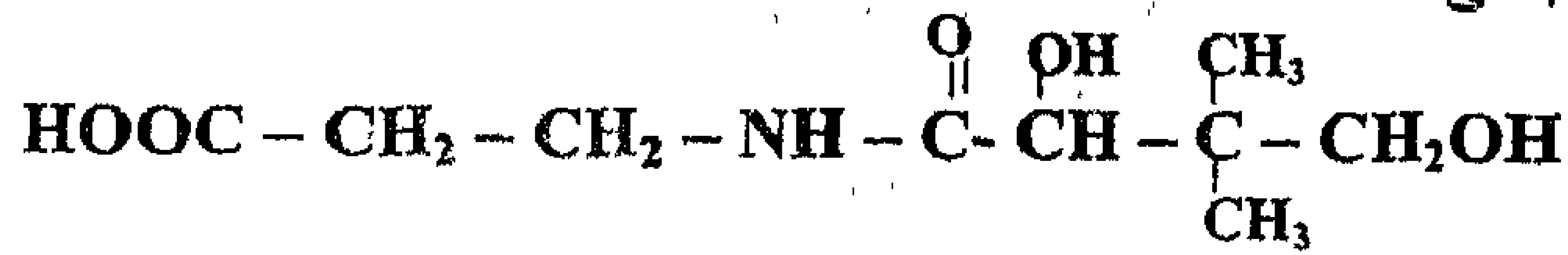
ويوجد البيوتين فى جميع أجزاء ، وأنسجة ، النبات ، ويوجد أعلى تركيز له فى طبقة الأليرون بالقمح ، ويستخدم كقرين إنزيمى Co ~A ، فى عمليات التحول الغذائى ، وخاصة تخليق الأحماض الامينية ، والدهنية ، كما يؤثر فى تنظيم عمليات التحول الغذائى للمركبات الفوسفاتية ، وهو فيتامين هام فى أكسدة حمض البيروفيك ، فى التنفس ، إلى إستيل Co~A ، وهو المركب الوسطى لكثير من تفاعلات التحول الغذائى .

٦- حمض البانتوثينيك **Pantothenic acid**

وهو شائع الوجود فى جميع أجزاء النباتات ، ويتركز ، بصفة أساسية ، فى القمح ، وخاصة طبقة الأليرون ، وله مرادفات إسمية عديدة ، منها بانثوثين pantothen وفيتامين B_3 و Bc ، وعامل رشح الكبد Liver filtrate factor ،

والعامل المانع لإلتهاب جلد الدواجن chick anti – dermatitis factor ، والعامل المانع للإصابة بالبلاجرا فى الدواجن chick anti pellagera factor ، أو العامل II ، أو العامل المانع لتلوين الشعر باللون الرمادى Anti chromorichis factor (Anti grey hair factor) وجميعها أسماء تدل على وظائفه المكتشفة قديماً .

والقانون الجزيئى للفيتامين $C_9 H_{17} N$ ، ووزنه الجزيئى 219.23 وحدة دولية ، وتركيبه البنائى :



Pantoyl β Alanine (4 dihdroxy 3,3 dimethyl Butyryl β alanine)

حمض البانتوثينيك

والفيتامين سائل زيتى ، لزج ، أصفر اللون ، يباع فى شكل مسحوق بلورى ، أبيض اللون ، له طعم لاذع ، درجة إنصاره تتراوح بين ١٩٨ – ٢٠٠ ° م ، لا يتأثر بالحرارة الرطبة ، ولكنه يتأثر بالحرارة الجافة ، والساخنة .

والفيتامين – أيضا – مركب أمفوتيرى ، سهل الذوبان فى الماء ، وفى حمض الخليك الثلجى ، وخلات الإيثايل ، شحيح الذوبان فى الأثير ، وعديم الذوبان فى مذيبات الدهون الأخرى . وهو ثابت ضد العوامل المؤكسدة والمختزلة ، ويتأثر بالأحماض الساخنة ، والكحول المحمض البارد .

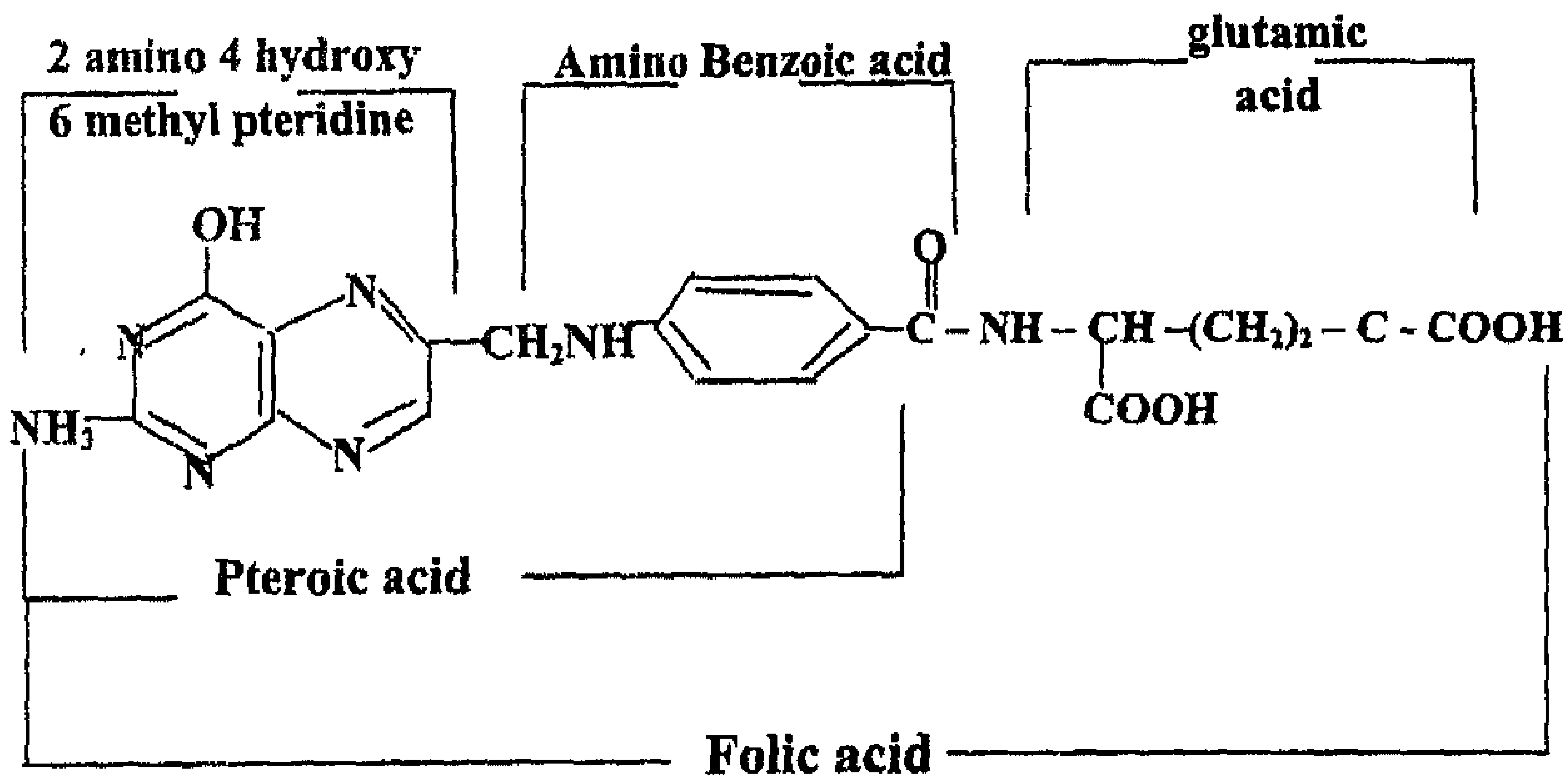
وترجع أهمية الفيتامين الفسيولوجية ، إلى أنه ضرورى لنمو النبات ، وأساسى للنمو الطبيعى ، فى جميع الكائنات الحية الأخرى ، بما فيها الإنسان ، والمشتق الهيدروكسيلى له Panthenol ، أكثر فعالية من الفيتامين الأصلى ، وهو مركب هام للمرافق الإنزيمى Co ~ A .

٧- حمض الفوليك Folic acid

وهو الذى كان معروفاً باسم Vitamin M ، أو حامض بتيروريل جلوتاميك Pteroyl glutamic acid ، وينتشر فى معظم النباتات ، وخاصة فى فطرة الخميرة ، حيث يستخلص منها . كما يمكن تحضيره صناعياً ، بالطرق التكوينية ، من القواعد

النيتروجينية المعروفة ، بشكل أحماض عديدة الجلوتاميل ، التى ترتبط فى الأوضاع ألفا ∝ glutamyl .

وحمض الفوليك ، مضاد للأكسدة ، ضرورى للنمو ، وخاصة للأنسجة النباتية، والأعضاء المفصولة explants ، فى مزارع الأنسجة النباتية ، وتركيبه البنائى ناتج عن إتحاد حامض الألفا أمينو بنزويك ∝ amino Benzoic acid ، مع حمض الجلوتاميك ، والمشتق امينو هيدروكسى ميثايل بنزيدين 2 amino – 4 hydroxy 6 methyl pteridine حسب :



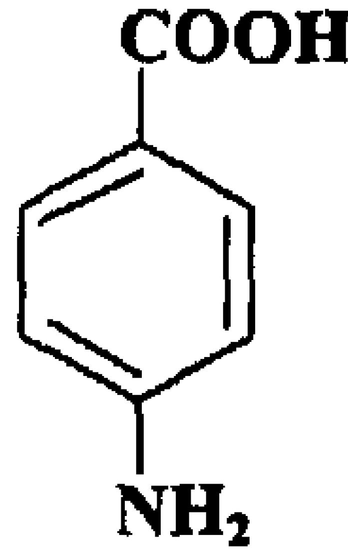
و يتضح من التركيب البنائى السابق ، أنه يمكن الإستغناء عن إضافة حمض الفوليك إلى بيئة مزارع الأنسجة ، بشرط توافر قواعد الأدنين ، والثيامين ، النيتروجينية .

٨- حمض البارا أمينو بنزويك Para amino Benzoic acid

وهو يدخل ضمن مكونات حمض الفوليك ، ويعتبر من مصادره الرئيسية ، التى يتكون منها . وهو فيتامين ضرورى للنمو ، حيث يدخل ضمن عوامل النموالهامة ، وله تأثير حمض الفلويك ، أو يبدو كذلك .

ويوجد الفيتامين منتشراً فى كثير من المصادر النباتية ، وخاصة حبوب النجيليات ، وفطرة الخميرة ، حيث يستخلص منهما ، وهو مادة متبلورة ، ذات لون

أحمر مصفر ، شحيحة الذوبان فى الماء ، ولكنها ، تذوب ، بسهولة ، فى الكحول والإيثير ، تنصهر عند درجة حرارة 187 ° م ، ووزنه الجزيئى 137.3 وحدة دولية .



Para amino Benzoic acid

٩- أينوزيتول Inositol

وكان يعرف بعامل الحياة الأول Bios 1 factor ، وينتشر كثيراً فى معظم أفراد المملكة النباتية ، كأحد أفراد مجموعة الكحولات السكرية الحلقية . ويوجد فى الأنسجة النباتية ، بصورة حرة ، أو مرتبطة ، فى شكل إستر سداسى ، مع حمض الفوسفوريك ، وهو حمض الفينيك . ويتركز وجوده فى الثمار الطازجة ، و كثير من الخضروات الورقية ، وأجنة النجيليات ، وخاصة القمح ، وقد قدرت الكمية الموجودة فى ثمار البرتقال بحوالى 0.2 % من الوزن الطازج .

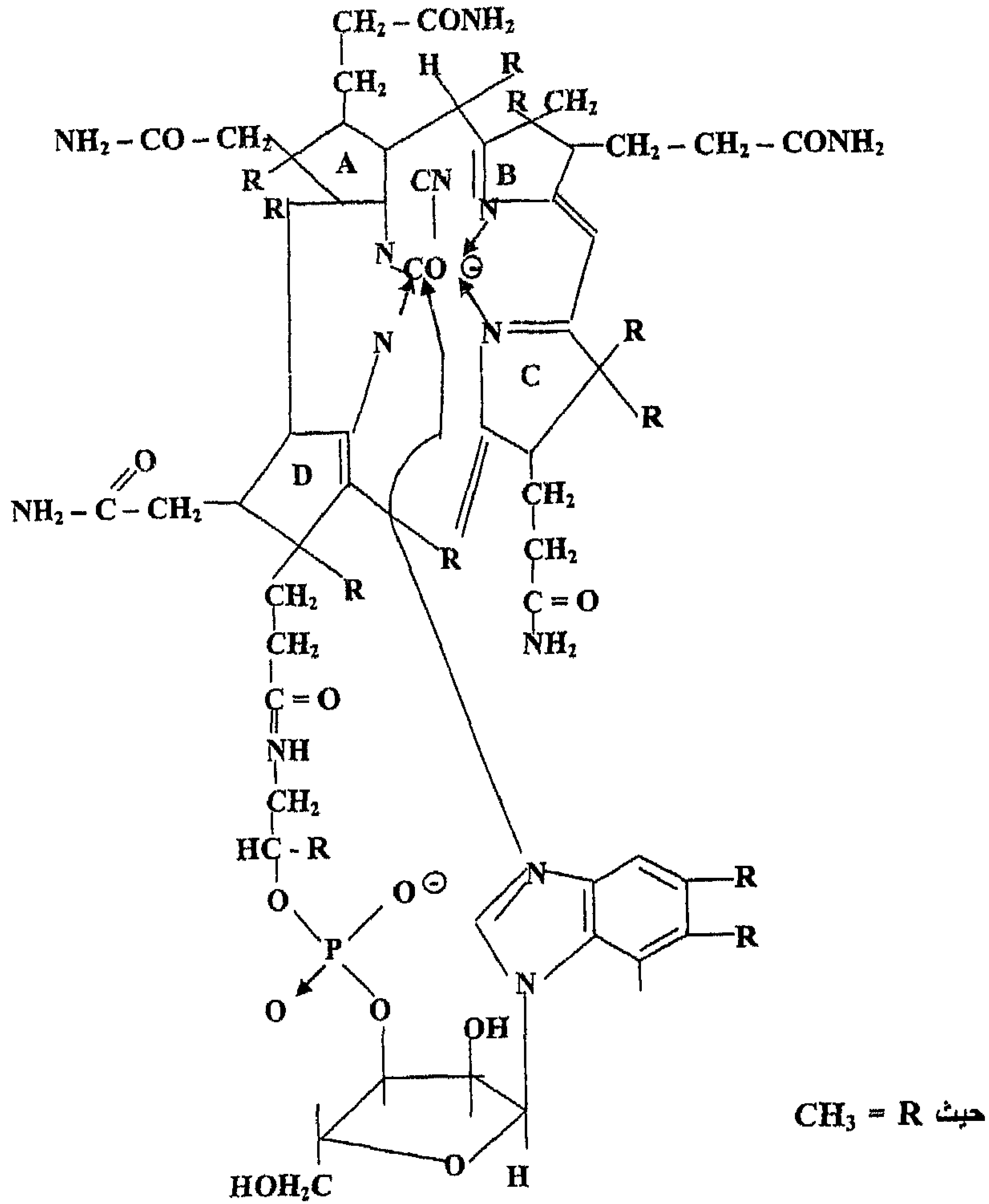
والمركب الفعال من الأينوزيتول ، والذى يدخل ضمن مجموعة الفيتامينات ، هو الأينوزيتول عديم الدورة ، فله تأثير قوى لتشجيع النمو ، فى مزارع الأنسجة النباتية .

١٠- فيتامين B_{12}

وينتشر الفيتامين فى جميع أفراد المملكة النباتية ، وهو منظم ، حيوى ، هام ، لنموها ، كما ينتشر ، كثيراً ، فى الكائنات الحية الدقيقة ، التى تحتوى على نسبة من الفيتامين أعلى من نسبة وجوده فى النباتات ، إضافة لقدرتها على تكوينه ، عن طريق تنشيط بيئاتها ، بإضافة عنصر الكوبالت ، وخاصة فى الأجناس البكتيرية *Streptomyces* و *Auromycin* ، وهى المصادر الرئيسية لإنتاج الفيتامين تجارياً .

وفيتامين B_{12} ، هو ضمن أفراد مجموعة فيتامين B المركب ، ومرادفاته عديدة ؛ منها عامل البروتين الحيوانى Animal protein factor وعامل سماد البقرة

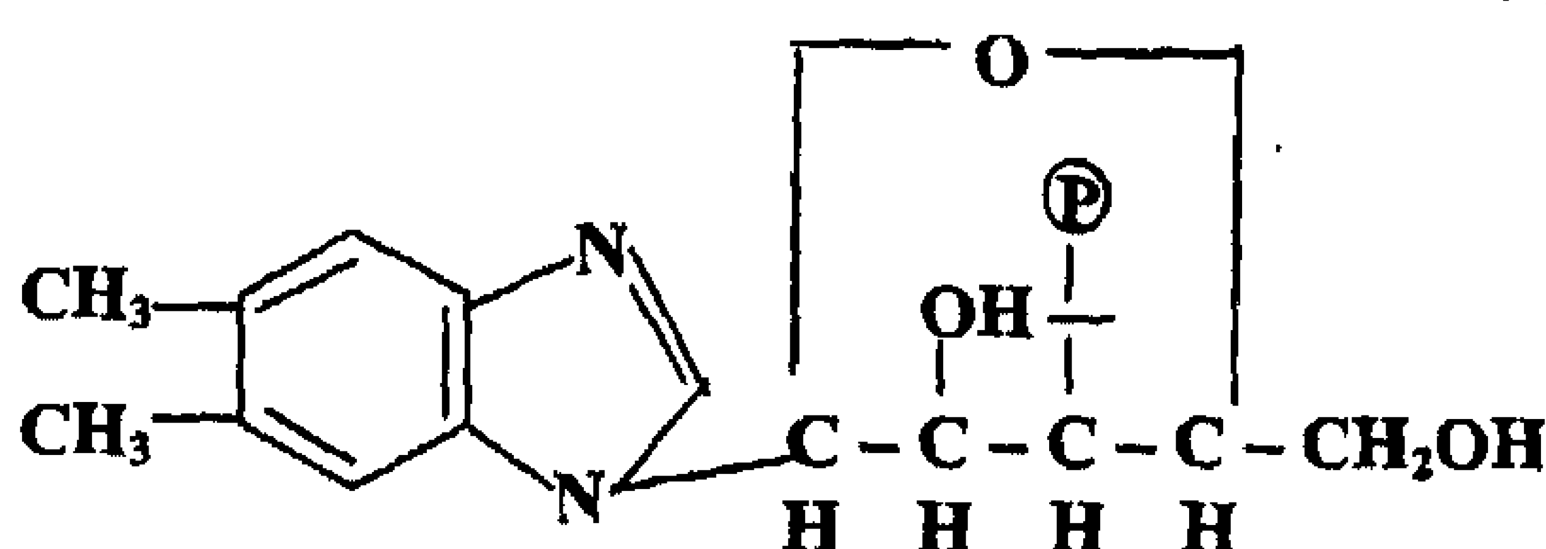
Cow manure factor ، والكوبالامين Cobalamine ، والـ Zaupherin ، والـ Cyanocobalamine . وهو يتركب من العديد من المركبات ، المرتبطة ، معاً، تتعاون فيما بينها Coordination compounds ، وهى التى تظهر أثره الفسيولوجى الهام فى إحداث النمو . وهذه المركبات ، مجتمعة ، يصل وزنها الجزيئى ، إلى 1500 وحدة دولية ، ويوضح الشكل التالى التركيب البنائى لفيتامين B_{12} :



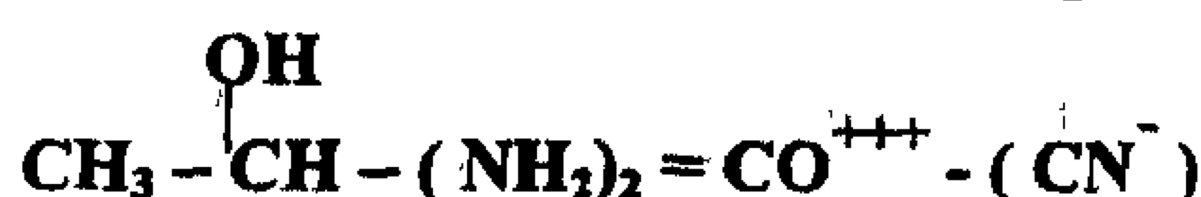
Structure of Cyancobalamine (B_{12})

(c.f Todd *et al*, 1955)

ويتبين من التركيب البنائى أن فيتامين B_{12} يتخلق من إرتباط المركب الأول (5,6 dimethyl benzimidazole 1 ∝ Driboside – 3- phosphate) ، مع مجموعتى الأمينوبروبانول ، عن طريق مجموعة الفوسفات ، والكوبالت ، وهذه ترتبط تعاونياً ، بمجموعة سيانيد ، التى تستبدل بأيونات أخرى ، دون حدوث أى تغيير فى فعالية الفيتامين ويوضح الشكل التالى التركيب البنائى للجزيئات الحيوية ، الرئيسية ، الداخلة فى تكوين فتامين B_{12} :



5,6 dimethyl bezimidazole 1- ∝ D – riboside – 3- phosphate



1 amino propanol – 2 plus cobalt and Cyanide (2 Mole)

ويوجد فيتامين B_{12} فى الطبيعة ، متضمناً مجموعة السيانور CN^- ، المرتبطة بالكوبالت ، وهو الملاحظ عند إضافة الكوبلت إلى بيئة نمو الأنسجة البنائية ، فى مزارع الأنسجة ، التى تسبب زيادة معدل تخليق ، وتركيز ، فيتامين B_{12} فى البيئة المغذية ، وقد إستغلت هذه الظاهرة ، تجارياً ، فى تحضير الفيتامين صناعياً ، بإستخدام المزارع البكتيرية. خاصة وأنه لا يمكن الإعتماد على النباتات كمصدر لإنتاج هذا الفيتامين ، لأن قدرتها على تكوينه ، فى العمليات الحيوية ، أقل بكثير من مقدرة الكائنات الدقيقة الحية .

وترجع الأهمية الفسيولوجية لفيتامين B_{12} فى النبات ، إلى تنظيم الوظائف الفسيولوجية ، وتحفيز النمو ، وخاصة فى مزارع الأنسجة النباتية ، حال وجود خلل فى الإتزان الهرمونى المستخدم ، أو حال وجود قصور فى إختيار التركيز المناسب من الهرمونات المستخدمة . ويمكن للأنسجة النباتية ، فى مزارع الأنسجة ، أن تستغنى عن وجود فيتامين B_{12} ، حال توافر تركيز مناسب من حمض الأسكوربيك ، والقواعد النيتروجينية ، والسكرات الدى أوكسى .

ولفيتامين B_{12} عدة مشتقات ، لها تأثيرات حيوية مشابهة ، أهمها فيتامين Vitamine B_{12}b (Aquo - Vitamin B_{12}a (Hydroxy cobalamine) cobalamine) و Vitamine B_{12}c . وعادة يوجد فيتامين B_{12} ، بشكل خليط ، متزن ، مع مشتقاته ، حيث أن الأول ، والثانى ، ينتجان من هدرجة **Hydrogenation فيتامين B_{12} ، بينما ينتج B_{12}c من إستبدال مجموعة نيتريت ،** بدلاً من مجموعة الهيدروكسيل. والأخير له دور هام فى نمو البكتريا . وجميعها تعتبر عناصر أساسية فى تغذية النبات ، وذات علاقة واضحة بالسيتوكينينات . فقد وجد أنها تساعد على إنقسام الخلايا ، فى مزارع الأنسجة ، ومحفزة لتكوين الكالوس ، كما تشجع النمو المبكر، بزيادة حجم الخلايا . ويمكن عند إستخدامها ، فى حال الأشجار ، والشجيرات ، تنظيم تساقط الأوراق ، والأزهار ، والأعضاء النباتية الأخرى . وتسبب دخول البراعم ، والبذور ، فى طور الراحة والسكون ، على الترتيب .

١١- فيتامينات أخرى ذائبة فى الماء

أ- الكولين Choline

وهو أحد أفراد مجموعة فيتمامين B ، ويمكن أن يحل محله الحمض الأمينى ، ميثيونين Methionine ، فى بعض الحالات . وهو ، أيضاً ، أحد مكونات الفوسفاتيدات أحادية ، وثنائية ، الأمين (يراجع الجزيئات الحيوية وتحولاتها الغذائية للمؤلف) .

وترجع أهمية الكولين كفيتامين ، إلى كونه عامل محفز ، قوى ، فى التفاعلات الحيوية الهامة ، فى النبات ، وخاصة ما كان متعلقاً بتخليق الليبيدات .

ب- فيتامين C (حمض الأسكوربيك Ascorbic acid)

ويعرف ، أيضاً ، بحمض الـــ Cevitamic ، أو العامل المانع لمرض الأسقربوط Anti scorbutic factor . كما يشتق اسم فيتامين C من سكر الجلوكوز اليسارى L.gulcose ، ويعرف ، فى هذه الحالة ، بإسم L Ascorbic acid .

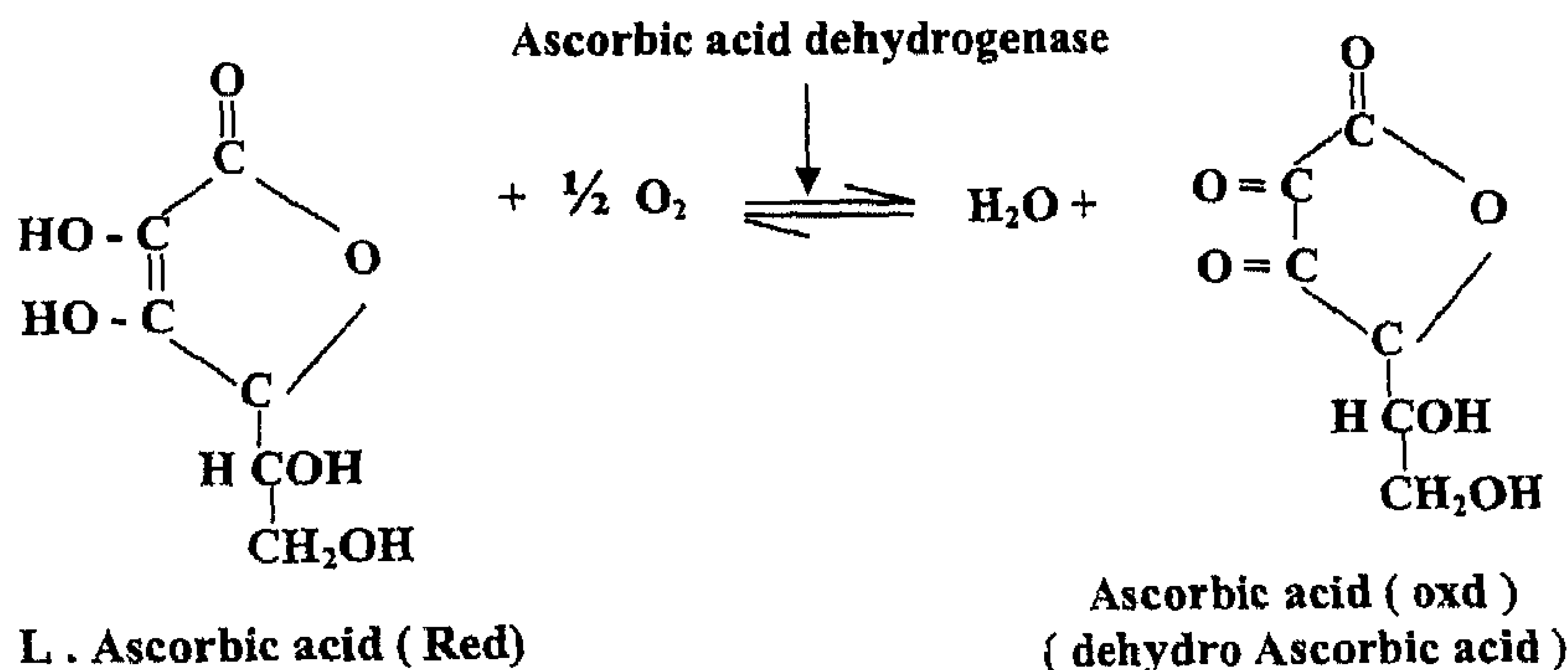
ومن هذا الإسم ، يبدو أن تأثيره الحامضى ، ينسب إلى وجود مجموعة هيدروكسيد OH - ، متصلة بمجموعة كيتونية ، وعند أكسدته يفقد خاصيته الحامضية

، لإختفاء مجاميع الهيدروكسيل . وهى عملية عكسية ؛ أى يمكن أن تتحول صورته المؤكسدة إلى حمض إسكوربيك ، مرة أخرى ، بالإختزال ، وهذه العلاقة العكسية ، تؤكد أهميته فى العمليات الحيوية المختلفة بالنبات ، كعامل محفز ، أو منشط ، لعمليات الأكسدة والإختزال ، ويساعد فى ذلك ، وجود النحاس ، كعامل ملامسة قوى .

والفيتامين سريع التأكسد ، يتأثر بالحرارة ، ويفقد أثره الفسيولوجى عند درجات الحرارة المرتفعة ، وينتشر فى جميع أفراد المملكة النباتية ، ويزداد تركيزه فى ثمار الفاكهة ، وخاصة الحمضيات ، والموالح الطازجة ، وكثير من الحاصلات البستانية الأخرى ، ومحاصيل الخضر الطازجة ، كالطماطم ، والخيار ، والسبانخ ، والكرنب ، كما يوجد فى محاصيل العلف والمراعى . وجميعها مصدر غنى للفيتامين ، ويقل تركيزه فى البذور الجافة ، ثم يرتفع التركيز مرة أخرى عند الإنبات ، والنمو، وبسرعة فجائية ، كما يزداد خلال الإزهار .

ويتخلق الفيتامين فى الضوء ، والظلام ، على حد سواء ، إلا أن الضوء يحفز من تكوينه بدرجة أكبر . وتشير العديد من الدراسات ، التى إستخدام فيها نترات الفضة الحامضية ، إلى وجود حمض الأسكوربيك فى الميتوكوندريات ، والنواة ، والبلاستيدت الخضراء . ويتحول فيها ، وغيرها من العضيات ، إلى صورته المؤكسدة . والتفاعل قابل للإنعكاس .

ويوضح الشكل التالى ، سهولة أكسدته ، من صورته المختزلة ، إلى صورته المؤكسدة ، بفعل إنزيم Ascorbic acid dehydrogenase ، وهو إنزيم واسع الإنتشار ، فى النباتات ، ويحمل النحاس ، كعامل حفزى ، حسب :



L . Ascorbic acid (Red)

Ascorbic acid (oxd)
(dehydro Ascorbic acid)

ويمكن أن تختزل الصورة المؤكسدة ، إلى حمض الأسكوربيك ، معملياً ، بإستخدام كبريتيد الهيدروجين ، مثل الجلوتاثيون glutathione . ويحضر فيتامين C ، تجارياً ، من المصادر الطبيعية له ، كالموالح ، بإزالة المواد الأخرى المرافقة للعصير ، مثل الألياف ، وحامض الستريك ، وترسيب المادة الفعالة ، بإستخدام خلات الرصاص Lead acetate ، ثم تحليل مركب الرصاص المعقد، بإستخدام غاز كبريتيد الهيدروجين H_2S ، ثم تبخير المحلول ، فيتحصل على سائل غليظ القوام ، ذو قوة فعالة حيوية ، فى تنظيم نمو النبات ، وأعضائه ، وأنسجته ، خاصة فى مزارع الأنسجة .

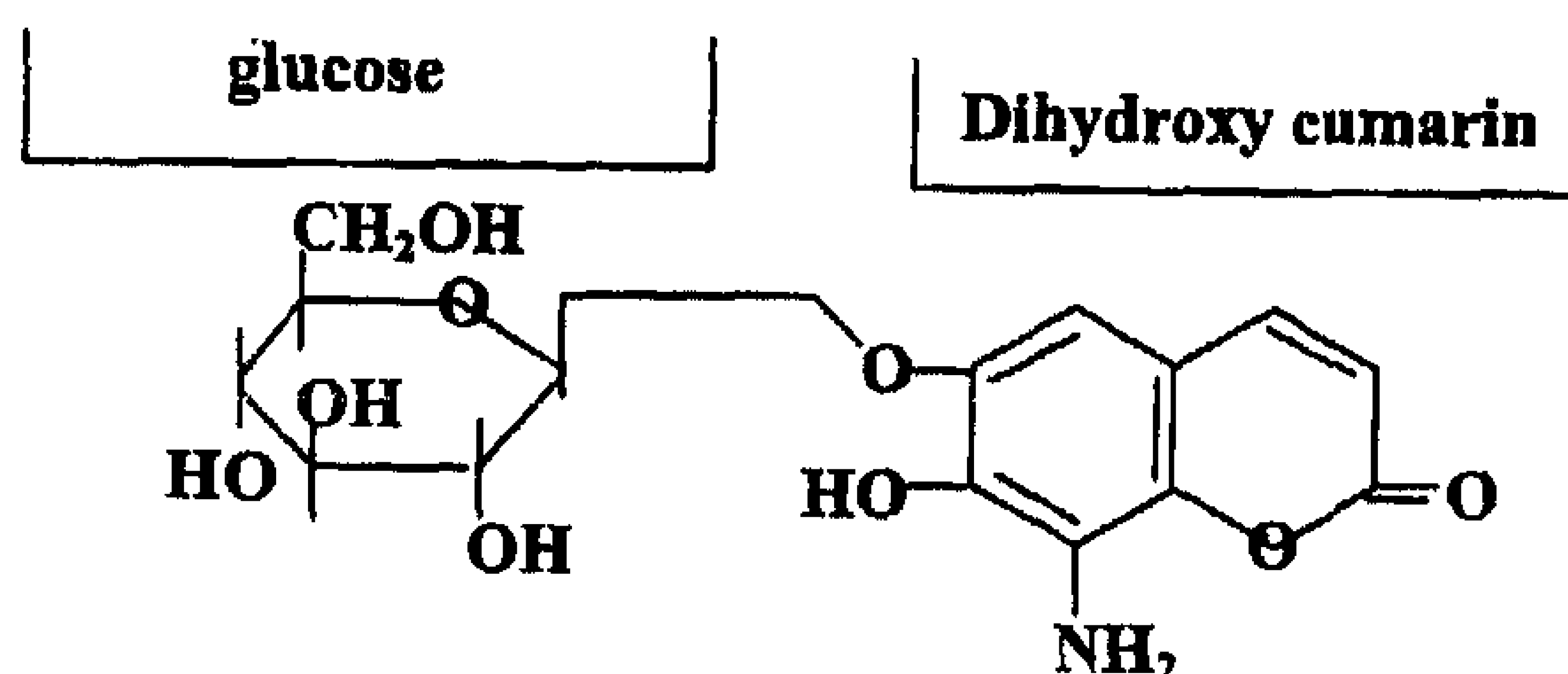
والفيتامين مادة عضوية ، تذوب فى الماء بسهولة ، له خواص إختزالية قوية ، ولا يحتوى على النيتروجين ، وهو ينسب إلى السكريات ، حيث يتحلل محلولها ، عند تعريضه للهواء ، وخاصة فى الوسط القاعدى . وقد وجد أن النشاط الفسيولوجى للفيتامين ، يتناسب طردياً ، مع قوته الإختزالية ، وأن الصورة المؤكسدة للفيتامين ، تحتفظ ، لمدة طويلة ، بنشاطها الفسيولوجى ، المنظم للنمو .

ويرتبط الفيتامين بعنصر الموليبدنيوم ، إرتباطاً وثيقاً . فالأخير ، ضرورى لتخليقه هو ، ومشتقاته . ووجودهما معا ، يحفز من نشاط إنزيمات الأكسدة والإختزال ، ويرتبطان بالتحول الغذائى للبروتين ؛ حيث يعملان كعوامل مساعدة ، فى التفاعلات الإنزيمية ، الخاصة بإختزال النترات ، ومساعدة بكتريا تثبيت الأزت الجوى ، وتمثيل النترات ، وهما ضروريان للنمو ، بصرف النظر عن وجود ، أو عدم وجود ، النيتروجين ، كما يؤثران على التحول الغذائى للمركبات الفوسفاتية ، إلا أن ميكانيكية ذلك لم تحدد بعد . ولقدرته الفائقة فى التحول ، من الصورة المؤكسدة إلى المختزلة ، والعكس ، تجعل منه عنصراً هاماً فى تفاعلات الأكسدة والإختزال .

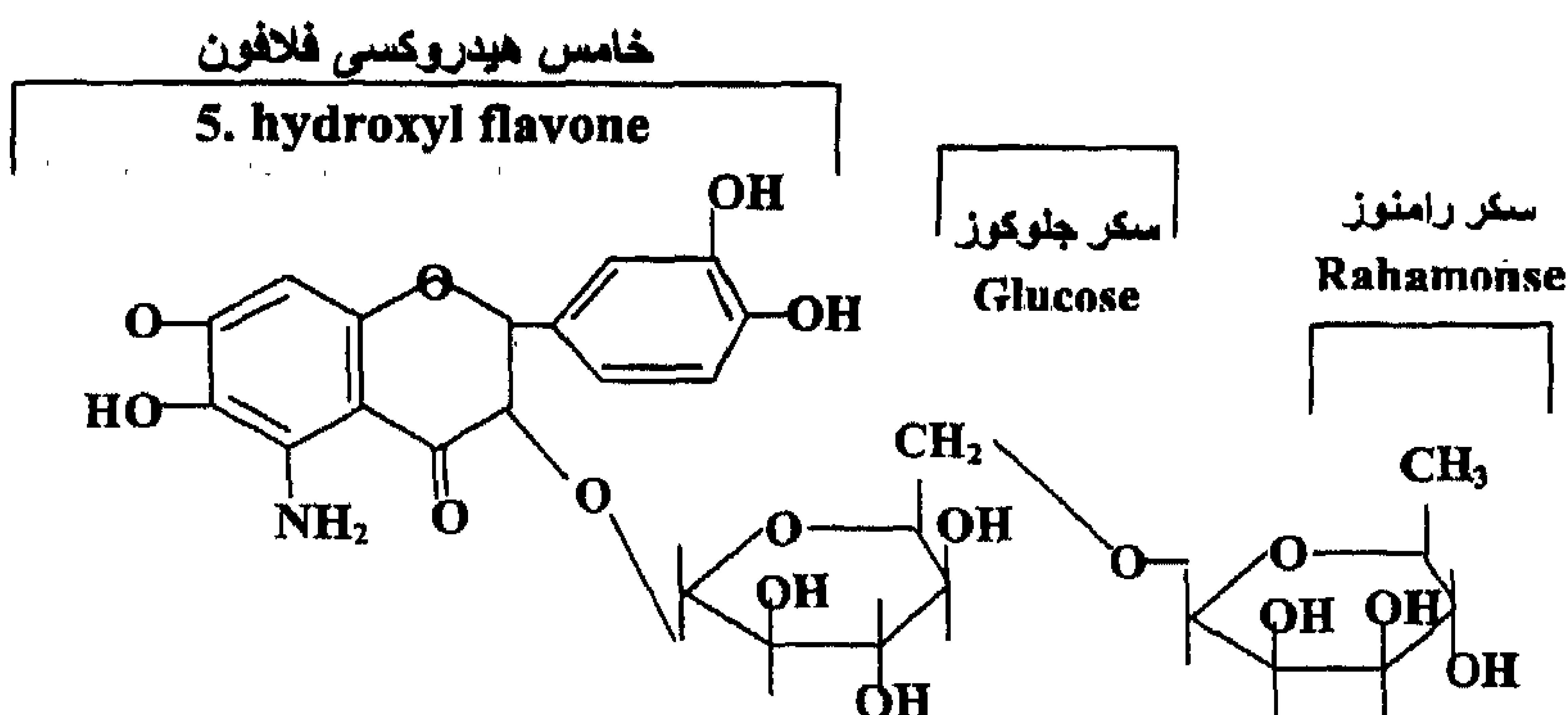
جـ- فيتامين P

ويعرف بإسم سترين Citrin . وينتشر ، بدرجة كبيرة ، فى عصير الموالح ، والحمضيات الأخرى ، بصورة ذائبة ، أو مرتبطة ، بشكل جلوكوسيدات ، والأخيرة هى التى أمكن فصلها بصورة نقية . ومن أمثلة الجلوكوسيدات ، التى تم فصلها ، ولها نفس الأثر الفسيولوجى للفيتامين ، مركب إسكيولين Esculin ، المستخلص من أبى

فروة chest nut ، والروتين Rutin ، المستخلص من بعض أنواع القمح Buck wheat ، وهى عبارة عن جلوكوسيدات فلافونية Flavone glucoside ، كما تم إستخلاص فلافونات الموالح Citrus flavonose من الحمضيات ٦.



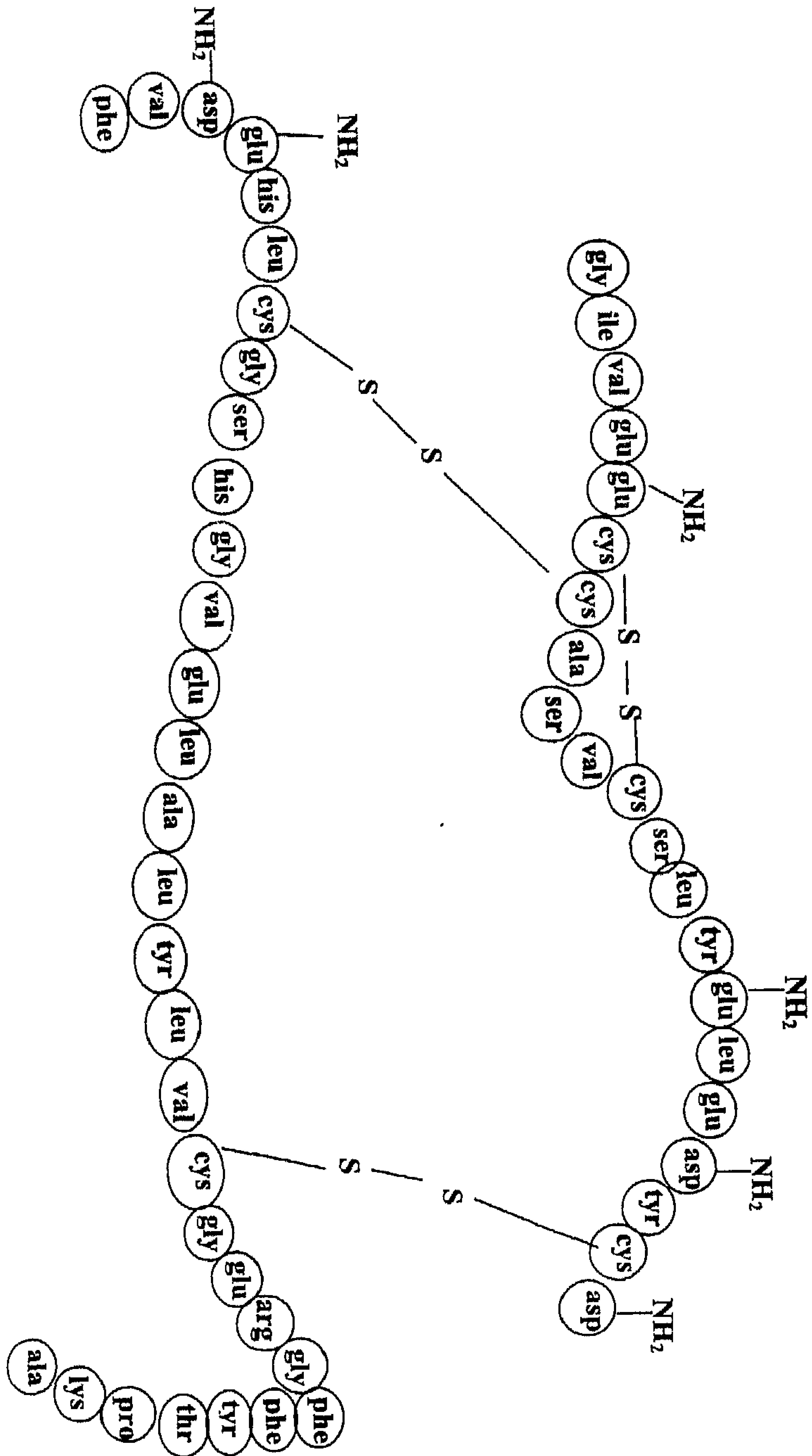
Esculin structure تركيب الإسكيولين



Rutin structure

د- الإنسولين Insulin

وهو هرمون بروتينى حيوانى ، وزنه الجزيئى حوالى 6000 وحدة دولية ، يدخل فى تمثيل الكربوهيدرات . ويسبب غيابه فى الإنسان ، ظهور مرض السكر diabetes hyperglycemia ، ومصدر الهرمون حيوانى ، ولم يعرف بعد مصدر نباتى لهذا الفيتامين ، ويوضح الشكل التالى تركيب ، وتتابع الأحماض الأمينية فى إنسولين البقر :


gly ile val glu glu cys cys ala ser val cys ser leu tyr glu leu glu asp tyr cys asp
phe val asp glu his leu cys gly ser his gly val glu leu ala leu tyr leu val cys gly glu arg gly phe phe tyr thr pro lys ala
NH2
NH2
NH2
NH2
NH2
NH2
S S
S S
S S

ملاحـــــق

Appendices

ملاحق

Appendices

ملحق رقم (١): ثبت المصطلحات العلمية — Glossary

ملحق رقم (٢): الأبجدية الاغريقية — The Greek Alphabet element

ملحق رقم (٣) : تركيب محلول التغذية الأساسى فى مزارع الأنسجة (موراشيج وسكوج)
Composition of basal nutrient medium of Murashige and Skoog .

ملحق رقم (٤): نظام الوحدات العالمى — The International System of Units

ملحق رقم (٥): المختصرات الشائعة — Common Abbreviation.

ملحق رقم (١)

ثبت المصطلحات العلمية Glossary

Appendix(1):

(A)

Abcission index	دليل التساقط
Abscission	تساقط
Absorption spsctrum	الطيف الضوئى الممتص
Absolute	مطلق
Abscisin I	أبسسين I (منظم نمو)
Abscisic acid (ABA)	حامض الأبسيسيك (منظم نمو)
Abscisin II	أسيسيم II (منظم نمو)
Absorption	إمتصاص
Absolute specificity	تخصص تام
Acceptor	مستقبل
Accumulation	يتراكم
Accutution of ions	تراكم الأيونات
Acculation of photosynthetes	تجميع مواد التخليق الضوئى
Accropetal succession	تعاقب قمى
Acetyl cholin esterase	أستيل كولين استريز (إنزيم)
Acer sp	نباتات القيقب (اسم علمى)
acety CoA carboxylase	إنزيم أستيل قرين الإنزيم أ كربوكسيليز
Acetyle Co A	خلات لقرين الإنزيمى أ
Acetyl group	مجموعة الاستيل (الخلات)
Across	عرض – عبر
Action spectrum	طيف الإمتصاص
Activation of molecules	تنشيط الجزيئات
Activarors	منشطات
Activation energy	طاقة تنشيط
Active isoperene unit	وحدة أيزوبرين نشطة
Active	نشط – فعال
active center	موقع نشط
Acropetal	إنتقال علوى
Activated energy	طاقة التنشيط
Active site	مركز نشاط
Actinomycine	الأكتينومايسين (مضاد حيوى)
Acyl group carrier	حامل مجموعة الأسيل
Acetyl CO~A	خلات قرين الإنزيم أ
Acyl – phosphate bond	رابطة أسيلية فوسفاتية
Additive	إضافى
Additional absorpt band	حزمة إمتصاص إضافية
Additional product	مركب اضافي

Adenitic acid system	نظام الأدنين
Adiabatic changes	تغير أدياباتي
Adenyl kinase	أدنين كينيز (إنزيم)
Adenine Nucleotide	قاعدة الأدنين
Adinine sulphate	كبريتات الأدنين
Adenine	أدنين (قاعدة نيروجينية)
Adenosine phosphate Coenzyms	قرائن إنزيمات لمجموعة فوسفات
Adsorbed	مدمصة
Adventitious roots	جذور عرضية
Aerobic	هوائي
Affinity	ميل - سعة - التآلف
α galactosidase	ألفا جالاكتوسيديز (إنزيم)
Against concentration dependent	ضد تدرج التركيز
Agrobacterium tumefacians	أجروبا كتيرى (اسم علمى)
Aggregation	التجميع - التكاثف
Aglycone	جزئ غير سكري
α-1-4 glucan maltohyrolase	إنزيم تحليل الأميلوز
Arginine	الأرجنين (حامض أمينى)
Alar	الألار (منظم نمو)
Alaska	سلالة نقية من البسلة
Alanin dehydrogenase	ديهيدروجينيز الألانين (إنزيم)
Aldehyde dehydrogenase	ألدهيد الديهيدوجينيز (إنزيم)
Aldelyde reductase	إنزيمات الدهيد الريدكتيز
Aldimine base (Shiff's)	قاعدة شيف
Aldolase	إنزيم الألدويز
Alcohol dehydrogenase	إنزيم ديهيدروجينيز الكحول
Alcoholsis	تحليل كحولي
Alcohol chlorophyllide	كلوروفيليد الكحول
Alfalfa	البرسيم المصرى
Aliphatic	اليفاتي (مركب عضوى)
Alternative pathway	مسلك بديل
Allosteric transition	التحول البديل
Alleviation	مقاومة
Allophanic acid	حامض ألوفانيك
All trans form	الوضع المضاهى الكامل
Amidino transferases	إنزيمات ناقلة مجموعة أميدينو
Amino transferases	إنزيمات ناقلة مجموعة أمين
Amino acids	أحماض أمينية
∝ amino Benzoic acid	حامض الألفا أمينو بنزويك
Amino oxidase	أمينو أوكسيديز (إنزيم)
Ammonia	أمونيا
∝ amylase	ألفا أميليز (إنزيم)
Anticodon	الاستنساخ
Anthesin	الأنثيين (منظم إزهار)
Anti gibberellins	مضادات الجبريلين

Antiauxins (auxin antagonists)	مضادات الأوكسين
Angle of Curvature	درجة الإنحناء
Anaerobic	لا هوائي
Antagonistic effect	تأثير التضاد
Anaphase	إنفصالى (أحد أطوار إنقسام النواة)
Anhydrase	انهيدريز (إنزيم)
Anthocyanidins	الأنثوسيانيدات (صبغات عصير خلوى)
Anti sterility factor	عامل مانع للعقم
Antistffness	فيتامين
Anti oxidants	مضادات الأكسدة
Anti scorbutic factor	العامل المانع لمرض الأسقربوط
α-Oxoglutarate	ألفا أكسو جلوتاريت (حمض الكيتوني)
Aperture	فتحة الثغر
Apical meristem	مرستيم قمى
Apical dominance	سيادة قمية
Apoferment = Apoenzyme	أصل الإنزيم - الإنزيم الأساسى (الأصلى) المجرد
Apposition	يترسب
Arachis hypogea	الفول السوداني (اسم علمى)
Araliceae	الفصيلة القلقاسية
Arginase	أرجينيز (إنزيم)
Arginin	أرجنين (حمض أمينى)
Arginine kinase	أرجنين كينيز (إنزيم)
Arica papaya	نبات الباباظ (اسم علمى)
Artefact	إنحلال
Auxins	أوكسينات
Autolysis	تحلل ذاتي
Autocatalysis	التنشيط أو التحفيز الذاتى
Auxins biosynthesis	تخليق الأوكسينات
Ascorbigen glucoside	جلوكوسيد الأسكوربجين
Ascorbic acid oxidase	أوكسيديز حمض الأسكوربيك (إنزيم)
Ascorbic acid	حمض الأسكوربيك
Aspartate = Aspartic acid	اسبارتيت - حمض الأسبارتيك
Aspartate karbamyl transferase	إسبارتيك كاربامیل ترانسفيريز(إنزيم)
Assimilatory power	القوى الممثلة
Asymmetric group	مجموعة غير متماثلة
Avena sativa	الشوفان (اسم علمى)
Avena coleoptiles test	إختبار قطاعات غمد الشوفان
Avidin	أفيدين (بروتين)
Avocodo	كمثرى التمساح (الأفوكادو)
(B)	
β alanine	بيتا الانين (حامض أمينى)
Basipetal	قطبى - قاعدى
β - carotene	بيتا كاروتين
Begonia	بجونيا (نبات)
Beriberi	البرى برى (مرض التهاب الأعصاب)

Betula pudescens	البتيولا (اسم علمى)
Benzyl adenine	بنزيل أدنين (منظم نمو)
β glucosidase	بيتا جلوكوسيديز (إنزيم)
Biological Catalysts	عوامل ملامسة حيوية
Biosynthesis pathway	مسار تخليق
Bioassay of gibberellins	الإختبارات الحيوية للجبريلينات
Biological agenets	منظمات حيوية
Biological catalysts	حوافز حيوية
Biologically inactive	غير فعالة بيولوجياً
Biological system	نظم حيوية
Bioassy of auxins	تقدير الأوكسنات حيويا
Biochemical Regulators	منظمات كيموحيوية
Binding	مرتبطة - إرتباط
Black berry	العليق (نبات)
β Fructofuranosidase	بيتا فركتوفيورانوسيديز (إنزيم)
Bosiynthesis	تخليق
Branching point	نقطة تفرع
Breakdown	الهدم - التكسير
Breakdown of Pigments	هدم الصبغات
Breackdown of ABA	هدم حمض الأبسيسيك
Breaking of dormancy	كسر السكون
Bud Dormancy	سكون البراعم
Buds Sprouting	انبثاق البراعم أو تزريع البراعم
Bud differentiation	تكشف البراعم
Buffer	منظم
β Ionone	بيتا أيونون (حلقة)
Bryophllum	البريوفيلم (اسم علمى للجنس)
Boiled tissues	أنسجة مغلية

(C)

Calcium lecithin	الليسيثين الكالسيومى
Calibration or standard curve	المنحنى المعيارى
Calcium chelation	تمخلب الكالسيوم
Carbon dioxie	ثانى أكسيد الكربون
Carrier	حامل
Carbamates compounds	مركبات الكرباماتات
Carboxyl	الكربوكسيل (مجموعة عضوية)
Carbonyl characters	الخاصية الكربونيلية
Carrier theory	نظرية المواد الحاملة
Catalase	الكتاليز (إنزيم)
Catalytic thermolabile	عامل ملامسة متحرك
Catalyste factor	عامل حفزى
Catechol	الكاتيكول (مركب فينولى)
Caffiec acid	حمض الكافييك
Callus formation	تكوين الكالوس
Cantact herbicides	مبيدات حشائش ملامسة

Carotenoids	الكاروتينيدات (صبغات مساعدة)
Carotenoids Oxidation pathway	مسار أكسدة الكاروتينيدات
Cannabis sativa	القنب الهندى (الإسم العلمى)
Cell division	انقسام الخلية
Cell enlargement	إستطالة الخلية
Cell wall enlargement	جدار الخلية
Cell loosing	تفكك الخلايا
Cellulase	سليوليز (إنزيم)
Cell wall synthesis	بناء الجدار الخلوى
Cell wall metabolism	تحولات الجدار الخلوى الغذائية – تمثيل الجدار الخلوى
Cell Organelles	عضيات خلوية
Cell wall Brcakdown	هدم وحدات الجدار الخلوى
Cellulalse	سليلوليز (إنزيم)
Centrifugation Density Gradient	طريقة إنحدار الكثافة وتدرجها بالطرد المركزى
Charcoal – celite	فحم نباتى (مادة للإدمصاص)
Choline esterase	الكولين إستريز (إنزيم)
Chest nut	أبى فروة (نبات)
Chemical messengers	الإشارات أو الرسل الكيماوية
Chemical dormancy	كمون كيماوى
Chemical Structure	تركيب كيماوى
Chelating complexes	معقدات مخلبية
Chelated intermediary compound	مركب وسطي مخلبي
Chlorox	الكلوروكس (مطهر)
Chlorophyll	الكلوروفيل (اليخضور)
Chlorophylase	الكلوروفيليز (إنزيم)
Choline chloride	كلوريد الكولين
Chloro choline chloride	كلوريد الكلوروكولين
Chlorinated organic aliphatic acid	الأحماض الأليفاتية المكلورة
Chromatin	الكروماتين (بروتين معقد)
Chromatography	الفصل اللونى – التفريد اللونى
Chick anti – dermatitis factor	العامل المانع لإلتهاب جلد الدواجن
Chick anti pellagera factor	العامل المانع للإصابة بالبلاجرا فى الدواجن
Choline	الكولين
Citrin	سترين
Citrus flavonose	فلافونات الموالح
Cis – trans isomerases	إنزيمات الأشباه الهندسية
Cis	الوضع المضاهي
Cis isomer malate	شبية هندسي
Climateric	مرحلة النضج الكامل فى ثمار الفاكهة
Climbing roots	الجذور التسلقية
C: N Ratio	نسبة المواد الكربوهيدراتية : المواد النيتروجينية
Coleoptile	أغلفة أوراق النجيليات
Colorimeter	جهاز قياس شدة كثافة اللون
Contractile roots	جذور شادة متقلصة
Concentration	تركيز

Configuration	تغيير – تحوير
Compartmentation	إنعزالات مكانية
Compartement	مكان انعزالى
Combined hormones	هرمونات مصاحبة أو مرافقة أو مرتبطة
Completely specificity	التخصص التام
Cocos mucifera	جوز الهند (اسم علمى)
Coffea Arabica	البن العربى (اسم علمى)
Cold stratification	الكمر على البارد
Co-ezymes	قرائن الإنزيمات
Colchicine	الكولشيسين
Coagulation Vitamin Anti Hemorrhogic factor	عامل حيوى مانع للنزيف – فيتامين التجلط
Coagulation	تجلط – تجمع
Colorimetric methods	لونى
Co – Carboxylase	قرين إنزيم الكربوكسيليز
Coenzyme	قرين إنزيم
Cow manure factor	عامل سماد البقرة
Cobalamine	الكوبالامين (فيتامين)
Conjucated	مركب – مرتبط
Competitive Inhibition of the Intermediate Product	الإعاقة التنافسية للناتج الوسطي
Co-Factors	عوامل مرافقة
Coenzyme or Co-ferment	قرين الإنزيم ، أو مرافقة
Counteracted	يعوّض
Co~A transferase	إنزيم
Corpus	الكوربس (منطقة فى القمة النامية)
Coleus	نبات الكوليس
Connective tissues	نسيج ضام
Cruciferae (Brassicaceae)	الفصيلة الصليبية
Crytoxanthin	الكريبتوزانثين (صبغات)
Cumaric acid	حمض الكيوماريك
Cuscuta	جنس الحامول (نبات متطفل)
Cucarbitaceae	الفصيلة القرعية
Cucarbita pepo	الكوسة أو اليقطين (اسم علمى)
Cumarin	الكيومارين
Cytosine benzyl	البنزيل سينوسين
Cytochrome oxidase	أوكسيديز السيتوكروم (إنزيم)
Cytochalasin	الانسياب السيتوبلازمى – الحركة الدائرية للسيتوبلازم
Cyclic amides	أميدات حلقية
Cytokinins	سيتوكينينات (منظمات نمو)
Corynebacterium fascians	اسم علمى لنوع بكتيرى
Cytokinins	السيتوكينينات
Cytochromes	مركبات السيتوكروم
Cyclohexamide	السيكلو هكساميد
Cyanide Resistant Pathway	مسار التنفس المقاوم للسيانيد
Cytochrome oxidase	أوكسيديز السيتوكروم (إنزيم)

Cytochrme C	السيتوكرم جـ
Cytoplasic granules	عضيات خلوية – سيتوبلازمية
(D)	
Dahlia	الداليا (نبات)
Dark period	فترة الإظلام
Deamination	نزع مجاميع الأمين
Decarboxylation	نزع مجموعة كربوكسيل
Degree of disorder	درجة الفوضي (فى النظام)
Degradation	الهدم – التكسير
Development	تطور
Delay senescences	تأخير الشيخوخة
Dehydrogenases	الديهيدروجينيزات (إنزيمات)
Degradation enzymes	إنزيمات محللة
Dextro rotetory	اليمينى الدورة
Dehydrogenases	الديهيدروجينيرات (مجموعة إنزيمات)
Detection	الكشف
Definitions	تعاريف
Delay of senescence	تأخير الشيخوخة
Determination	تقدير
Delonix regia	نبات الطلح (اسم علمى)
Density gradient Centrifugation	الطرد المركزي بإنحدار الكثافة
(D) Dextro	يميني
Denaturation	تلف – فساد
Disaggregation	هدم أو تفريق
Disorder	اللاترتيب
Discovery	إكتشاف
Diphenol	ثنائي الفينول
Distribution	توزيع – إنتشار
Diffusion	إنتشار
Differentiation	تميز
Discovery	إكتشاف
Diageotropism	إنتحاء أرضى مخالف ، أو مغاير
Diffusion extraction	الإنتشار
Diffusion pressure difficit	نقص الضغط الإنتشارى
Diffusion technique	تقنية الإنتشار
Dip method	طريقة الغمس
Disulfide bond	رابطة ثنائي الكبريتيد
Dialysis	الفصل الغشائي
Distribution	توزيع
DNA	الحامض النووى الدى أوكسى ريبوزى
Dosage	الجرعة
Dose respose curves	منحنيات إستجابة الجرعة
Double reciprocal plot	التعبير البياني للمقلوب الزوجي
Donor	مانح

Dormancy	سكون
Drought Conditions	ظروف الجفاف
Dwarf maize	الذرة القرمزية
Dynamic state	حالة ديناميكية
Scientific expression	مصطلحات علمية
(E)	
Early wood	الخشب المبكر
Echinocystis macrocarpa	الخيار البرى (اسم علمى)
Edible	صالحة للأكل
EDTA chelating compound	المركب المخلبى إيثيلين داى أمين تترا حمض الخليك
Effectors	المؤثرات
Egg whit injury	ضرر بياض البيض
Electric nature	طبيعة كهربية
Electrode potential	طاقة الإلكترود
Electrone pressure	ضغط إلكتروني
Electron	الإلكترون
Elasticity	ليونة
Elasticity and Plasticity	المرونة والليونة
Elongation	إستطالة
Embryogenic callus	كالوس جينى
End product	ناتج التفاعل
Endogenous	داخلي
Enthalpy	إنثالبى – المحتوي الحراري
Energy of activation	طاقة التنشيط
Energy	طاقة
Enzymes	الإنزيمات
Enzyme unite	وحدة الإنزيم
Enzyme substrate complex	معقد الإنزيم – مادة التفاعل
Enzyme inhibitors	المعوقات الإنزيمية
Enzymes as an Ideal Catalysts	الإنزيمات كعوامل ملامسة نموذجية
Enzymes Specificity	تخصص الإنزيمات
Enzyme-Substrate complex	معقد الإنزيم – مادة التفاعل
Enzymatic Oxidation	الأكسدة الإنزيمية
Enzyme commission	لجنة الإنزيمات
Entropy	الإنتروبيا (القصور الحراري)
Enthalpy	انثالبى – المحتوى الحراري الناتج عن التصادمات العشوائية
Enzymes activity	نشاط إنزيمى
Eosine	(الأيوسين (صبغة
Epinasty	تدلى الورقة سفلياً
Epoxide cycle	دورة الأيبوكسيد
Esterases	الإستيريزات (إنزيمات)
Estimation	تقدير – تعيين
Ethylene	إيثيلين (منظم نمو)
Ethyl butyrate	بيوترات الإيثيل
Etiolated	شاحبة ظلاميا

Ethylene	الإيثيلين (منظم نمو)
Ethrel	الايثريل (منظم نمو)
Ethephon	الايثافون (منظم نمو)
Ethylene antagonist	مضادات الإيثيلين
Ethyl-3-Indol Acetate	إيثايل ٣- إندول أسيتات
Ethylen mediation	وساطة الإيثلين
Even number	عدد زوجى
Exo thermic	تفاعل فاقد للحرارة
Extraction	إستخلاص
Explants	منفصلات نباتية ؛ وهو تعبير يستخدم فى زراعة الأنسجة
Excudation of sap and latex	ارتشاح العصارة النباتية و اللبن النباتى
Exogenous	خارجى
(F)	
Fabaceae	الفصيلة الفراشة
Factors	عوامل
Far red	أحمر بعيد
Fat soluble vitamins	فيتامينات ذائبة فى مذيبات الدهون
Female parent	آباء مؤنثة
Fermintation	تخمر
Feriolic acid	حمض الفريوليك
Ferments	الخمائر - الإنزيمات
Feed back mechanism	ميكانيكية رجعية
Feed back inhibition	إعاقة الناتج الأخير
First positive	موجب البداية
Ficus sp	نبات الفيكس (اسم علمى)
Ficus patmata	التين المطاط (اسم علمى)
Ficus bengalansis	نبات الشورى (اسم علمى)
Flavone glucoside	جلوكوسيدات فلافونية
Flavo Protein	الإنزيم الأصفر - فلافوبروتين
(FMN) Flavinmononucleotide	القرين الإنزيمي فلافين مونونيوكليوتيد
Flame ionization detector	كشاف لهب التأين
Flexible region	منطقة مرنة
Flexibility	مرونة
Flowering	التزهير
Flowering Induction	الدفع للإزهار
Florigen	هرمون الإزهار الإفتراضى - فلوريجين
Floral Induction	دفع الإزهار
Floral Initiatioon	التكشف الزهرى
Florigen	فلورجين (هرمون الإزهار الإفتراضى)
Fluorescence	إثارة - لصف
Formic acid	حمض الفورميك
Folic acid	حمض الفوليك
Formation	تكوين
Free energy	طاقة حرة
Fruit ripenning	نضج الثمار

Fruiting	الإثمار
Fruit set	عقد الثمار
fruits maturity	نضج الثمار
Fumarate	الفيوماريت (حمض عضوى)
Fusarium	الفيوزاريوم (فطرة)
Fusiform initials	بدايات خلوية مغزلية الشكل
Fusarium moniliforme	فطرة الفيوزاريوم (اسم علمى)
(G)	
Gallic acid	حمض الجاليك
Gas liquid chromatrography	التفريق اللونى الغازى
Gene action	فعل الجين
Geotropism	إنتحاء أرضى
Germinating time	فترة الإنبات
Genetic dwarfs	قزمية وراثياً
Genetic material	مادة وراثية
Gibberellins action mechanism	ميكانيكية تأثير الجبريلين
Geometric isomers (Cis – Trans)	المشابهات الهندسية (سيس – ترانس)
Gibberella fujikuri : (Fusarium moniliformae)	فطرة (اسم علمى)
Gibberellins	الجبريلينات (مثبطات نمو)
Gibbane	حلقة جيبان
Ginkgo *(Ginkgo biloba)*	أشجار الجنكو (اسم علمى)
Glutathione	الجلوتاثيون
Grafting	التطعيم
Grand rapids	صنف من نبات الخس
Grana (granum)	بذيرات ومفردها بذيرة
Glycolysis	التحلـــــــل الجلوكوزى
Growth regulators	منظمات النمو
Glutamic acid	حمض الجلوتاميك
Glucose	جلوكوز (سكر)
Gossypium hirsutum	نباتات القطن (اسم علمى)
Gollision frequency	الإصطدام المتكرر
Grafting	التطعيم
Group specificity	تخصص المجموعة
Growth retandats	مؤخرات نمو
Growth Inhibitors	مثبطات النمو
Growth retardants	معوقات النمو
Growth and Vegetation	النمو و التكاثر الخضرى
Growth regulators	منظمات النمو
Growth Hormones	هرمونات النمو
(H)	
Hard wood	الخشب الصميمى
Haustoria	ممصات
Hemi acetal	نصف أسيتال – هيمى اسيتال
Helianthus annus	نبات عباد الشمس (اسم علمى)
Heam	هيم (مجموعة فعالة)

Head to tail condensation	تكاثف رأسي – ذيل
Hedera helix	نبات حبل المساكين (اسم علمى)
Herbicides	مبيدات الأعشاب
Hetroplast	الهجن السيتوبلازمية
Heves braziliensis	مطاط هيفيا (اسم علمى)
Hexokinase	الهكسوكينز (إنزيم)
Helminthasporium sativum	نبات (اسم علمى)
Hibisecus sp	نبات الخبيزة (اسم علمى)
Histones	الهستونات
Histidin	الهستدين (حمض مينى)
Hill Reaction	تفاعل هيل
Hoeing	العزيق
Holoferment	الإنزيم الكامل
Hydrolases	إنزيمات التحليل المائي
Hydrates	أنهيدريدات أو هيدرات
Hyoscyamus niger	السكران الأوروني (اسم علمى)
Hypertrophy and intumescences	التضخم والانتفاخ
Hypobaric technique	تقنية الضغط المنخفض
Hydrogenation	هدرجة
Hydrogen carriers Co enzymes	قرائن الإنزيمات الناقلة للهيدروجين
Hydrogen acceptor	المستقبل للهيدروجين
Hydrogen carrier	ناقل للهيدرجين
Hydrogen donator	مانح ، أو معطى ، للهيدروجين
Hydrogen bonds	روابط هيدروجينية

(I)

Ilosteric enzyme	الإنزيمات ذات المراكز البديلة
Imbibition	التشرب
Impatients balsamina	نبات (اسم علمى)
Importance of active bud	أهمية البرعم النشط
Inactive	غير نشط – غير فعال
Inactivated molecules	جزيئات غير نشطة
Incompetitive inhibition of the end-product , feedback ,or retro	الإعاقة اللاتنافسية للناتج الأخير
Incompetitive inhibition	التثبيط الغير تنافسى
Incompatibility	التنافر
Indeterminal plants	نباتات محايدة ضوئياً
Indol Acetic Acid (IAA)	إندول حمض الخليك
Indole -3-Pyruvic acid	إندول -٣- حمض البيروفيك
Indole -3- butyric acid (IBuA)	إندول ٣- حمض بيوتريك
Indene-3 – acetic acid	أندين -٣ – حمض الخليك
Indol – 3- Propunic acid (IPA)	إندول ٣ – حمض بروبيونيك
Indol - 3 Pyruvic acid (IPy A)	إندول ٣ حمض البيروفيك
Induction of rooting on the cutting	دفع تكوين الجذور على العقل
Indol acetaldehyde	إندول أسيتالدهيد
Indol ethanol	الإندول الكحولي

Indol Acetyl	الإندول أستيل
Indol lactic acid	أندول حمض اللاكتيك
Indol-3 carboxylic acid	إندول ٣- كربوكسيليك أسد
Indol-3- acetonitrile (IAN)	إندول ٣ أسيتونيتريل
Indol Acetic Acid (IAA)	إندول حمض الخليك
Indole 3 , acetaldehyde (IAA [ld])	إندول - ٣ - أستيالدهيد
Indoleaceto nitrile	أندول أسيتونتريل
Indution of polypioidy	دفع تكوين الثمار اللابذرية عديدة الصبغيات
Induction of Parthenocarps	دفع تكوين الثمار اللابذرية (العقد البكرى)
Inhibitors	المثبطات
Inhibition of sprouting	تثبيط أو منع التزريع
Initial velocity	السرعة الأولية
Initiation of adventitions root	دفع تكوين الجذور العرضية
Initiation	التكشف
Inositol	أيبتوزيتول
Insulin	الإنسولين
Intussusception	تترسب عليها - تتوغل - تتسرب - اندماج - تداخل
Isoelectric point	نقطة التعادل الكهربى
Isoleucin	أيزوليوسين (حمض أمينى)
Isomer	مشابهة
Isomerases	إنزيمات التشابه
Isopentyl	أيزوبنتيل
Isoprene unit	وحدة الأيزوبرين
Isoperonoids	الأيزبرينات
Isozymes	المشابهات الإنزيمية
Insecticides	المبيدات الحشرية
Irrivensible plastiaty	المرونة الغير عكسية
International unit (IU)	وحدة دولية
Internal esters	الإسترات الداخلية
Intercept	تقاطع
Intermediate plants	نباتات وسيطة
Intercalary meristems	المرستيمات البينية
In vitro	فى المعمل
In vivo	فى داخل الخلايا الحية
Invert suger	سكر متغير ، أو مقلوب
Inversion	إنقلاب
Invertase	الإنفرتيز - السكريز (إنزيم)
(J)	
Juglans regia	السرو من الفصيلة الآسية (اسم علمى)
Juvenility	الحداثة
(K)	
Kaurene	الكيورين
Keto acids	أحماض كيتونية
key	مفتاح
Kinase	كينيز (إنزيم)

Kinetic properties	خصائص حركية
Kinetic energy	طاقة حركية
Kinetics of auxins induced response	حركات الأوكسين فى تحفيز الاستجابة
Kinitin	الكينتين (منظم نمو)
(L)	
Lactones	لاكتونات
Lactate dehydrogenase	ديهيدروجنيز حمض اللاكتيك(إنزيم)
Lacto- flavin	اللاكتوفلافين
Lateral meristem	مرستيم جانبى
Lateral roots	الجذور الجانبية
Late wood	الخشب المتأخر
Latex	اللبن النباتى
Laticifers	أوعية اللبن النباتى
Laminar flow	لامينرفلو (جهاز تعقيم)
L Ascorbic acid	حمض اسكوربيك يسارى
Layering	الترقيد
Lethicine	الليستثين
Lecithinase	الليثينيز (إنزيم)
Lemna paticicastata	نبات (اسم علمى)
Leaves	أوراق
Lead acetate	خلات الرصاص
Levo	وضع يسارى
Leucine	ليوسين (حمض أمينى)
L.gulcose	جلوكوز يسارى (سكر)
Ligases or synthetases	إنزيمات البناء والتكثيف أو التخليق بالطاقة
Light	الضوء
Light Accpter	المستقبل الضوئى
L-configuration	الوضع الفراغي اليساري
Living intact cells	الخلايا الحية الكاملة المتصلة
Linear amides	الأميدات المستقيمة
Linear relation	علاقة خطية
Linolenic	لينولينيك (حمض دهنى غير مشبع)
Lipids	الليبيدات
Lipase	الليبيز (إنزيم)
Linkage specificity	تخصص الرابطة
Linear amidines	الأميدانيات المستقيمة
Line	سلالة نقية
Liver filtrate factor	عامل رشح الكبد
L-Lactate	حمض اللكتيك اليساري
L-malate	حمض الماليك اليسارى
lodging	الرقاد
Lock and Key relationship	علاقة القفل بالمفتاح
Long day plants	نباتات النهار الطويل
Lolium	نبات الروان
Low specificity	تخصص منخفض

Luffa acutangula	نبات اللوف (اسم علمى)
Lupinus luteus	نبات (اسم علمى)
Lupinus tatus	نبات الترمس (اسم علمى)
Lyases	إنزيمات الهدم والتكسير
Lycopersicon esculentum	نبات الطماطم (اسم علمى)
Lysin	الليسين (حمض أمينى)
(M)	
Magnesium	ماغنسيوم (عنصر غذائى)
Male flowers	الأزهار المذكرة
Malic enzyme	إنزيم حمض الماليك
Malate dehydrogenase	ماليك ديهيدروجينيز (إنزيم)
Maleic hydrazide	ماليك هيدرازيد (منظم نمو)
Maltase	المالتيز (إنزيم)
Malonic acid	حمض المالونيك
Manitol	المانيتول (سكر كحولى)
Mass spectrometry	طيف كتلى
Maxwell-Boltzmann distribution law	قانون توزيع الطاقة لماكسويل
Mechanism of Cytokinins action	ميكانيكية فعل وتأثير السيتوكينينات
Mechanical dormancy	كمون ميكانيكى
Melibose	ميليبوز (سكر)
Membrane permeability	نفاذية الأغشية الخلوية
Mesocotyle	السلامية الأولى – السويقة الجنينية
Metabolism	تمثيل – أيض – تحول غذائى
Metal Ions	أيونات معدنية
Metaphase	إستوائى (أحد أطوار الإنقسام النووى)
Metallo enzumes	إنزيمات معدنية
Metalo activators	منشطات معدنية
Methyltransferases	مجموعة إنزيمات نقل مجموعة ميثايل
Methionine	ميثيونين (حمض أمينى)
Methylation	عملية الميثلة
Method of treatment	طريقة المعاملة
Mercaptan	ميركابتان
Mercaptids	المركبتيدات
Mevalonic	حمض الميفالونيك
Mevalonic acid pathway	مسار حمض المفالونيك
Michaelis equation	معادلة ميكالس
Michaelis constant	ثابت ميكالس
Micropropagation	إكثار دقيق
Mode of action	طريقة التأثير
Modulators	المنظمات
Morphology	الشكل الظاهرى
Morphactins	المورفاكتينات
Morphological Evidances	الأدلة الموفولوجية
Morphological dormancy	كمون مورفولوجى
Mono phenols	فينولات أحادية

Monophenoles	فينولات أحادية
Monoamine oxidase	مونوأمين أكسيديز (إنزيم)
MRNA	الحمض النووى الريبوزى الرسول
Mutant	طفرة
Mung bean	فول المانج (نبات)
Multivalent Regulation	التنظيم المتعدد
Myrosinase	الميروسينيز (إنزيم)
(N)	
$NADH+H^+$, $NADP+H^+$	قرائن إنزيمات أكسدة وإختزال
Naming of enzymes	تسمية الإنزيمات
Nature logarithms	أساس اللوغاريتم الطبيعي
Nature of enzyme processes	طبيعة الفعـــل الإنزيمى
Nastism	الانتحاء اللمسى
Naphthaline acetic acid	نفتالين حمض الخليك (أوكسين – منظم نمو)
Naphthalene acetamide	نافثالين أسيتاميد (منظم نمو)
Naphthoxy acetic acid	نفثوكسى حمض الخليك (منظم نمو)
Naphthoxy Acetic acid	النفثوكسى β – حمض الخليك (منظم نمو)
Naphthalene acetamide (NAD)	نافثالين أسيتاميد (منظم نمو)
Naphthaline indole acetic acid	نافثالين أندول حمض الخليك (منظم نمو)
Negative effector	مؤثر سلبى
Neovitamin A	نيو فيتامين A
Neoglucobrassicin	نيوجلوكوبارسكين (هرمون)
Nemophila insignis	نبات (اسم علمى)
Neurohormons	الهرمونات الحيوانية
Nitrilase	النيتريليز (إنزيم)
Nitrate reductase	النيترات ريدكتيز (إنزيم اختزال النترات)
Niacin (Nicotinamide)	نياسين (فيتامين)
Nitrylase	النتريليز (إنزيم)
Nicotinic acid	حمض النيكوتينيك
No Response	عدم التأثير
Non polar forces or hydrophobic forces	روابط قوية لاقطبية
Nonsaponifiable lipids	ليبيدات غير قابلة للتصبن
Non competitive inhibitors	مثبطات غير تنافسية
Nueleic acid	حمض نووى
Numbering of enzymes	ترتيب الإنزيمات
Nucleophillic site	الوضع المحب للشحنات الموجبة
Nucleo histone	بروتين الهستون
(O)	
Odd number	عدد فردى
Occurrence	توزيع – وجود
Oenothera bunnies	نبات (اسم علمى)
Orthophenols	أرثوفينولات
Orobanche	الهالوك (جنس نباتى)
Ordinate intercept	إحداثي رأسي

Oratic acid	حامض الأوراتيك
Organelles	عضيات خلوية
Ornithine	أونثين (حمض أمينى)
Orientation	توجية
Osmotic pressure	ضغط أسموزى
Osmotic suction force	قوة الامتصاص الأسموزية
Over ripenning	ما بعد النضج
Optically inactive	عديم الخاصية المرآوية
Optical isomers	شبيهين مرآويين
Optimum	أمثل - مثالى
Optimum temperature	درجة حرارة مثلي
Oxidase	أكسيديز (إنزيم)
Oximino transferases	إنزيمت ناقلة مجموعة أوكسي أمينو
Oxidoreductases	إنزيمات الأكسدة والإختزال
Oxidizing agent or oxidant	عامل تأكسد
Oxidation	الأكسدة
Oxidases	أوكسيديزات (إنزيمات)
Oxygen	الأوكسجين
Oxygenases	أوكسيجينيزات (إنزيمات)
(P)	
Para amino benzoic acid	حمض البارا أمينو بنزويك (منظم نمو)
Para – hydroxyl benzoic acid	بارا هيدرو حمض بنزويك (منظم نمو)
Paraquat	باراكوات –السيكوسيل (منظم نمو)
Papulus nige	نبات الحور (اسم علمى)
Paper chromatography	تفريد لونى على الورق
Papaver	أم النوم – الخشخاش (جنس نباتى)
Pathway	مسار
P - Caumaric acid	حمض البارا كوماريك
Pantothenic acid	حمض البانتوثينيك
Perti dishs	أطباق بترية
Perchloric acid	حمض فوق الكلوريك – البيركلوريك
Pellagera preventing factor	العامل أو الفيتامين المانع للإصابة بمرض البلاجرا
Penicilin	البنسلين
Pepsene	البيسين (مجموعة إنزيمات تحليل البروتين)
Phaseolus vulagris	نبات الفاصوليا (اسم علمى)
Phalaris Canariensis	حشيشة الكناريا (اسم علمى)
Pharbitis nil	نبات (اسم علمى)
Phacelta tanaecetifolia	نبات (اسم علمى)
Phazic acid	حمض الفايزيك
Phenyl butyric acid	فينيل حمض البيوتريك
phenoxy acetic acid	فينوكسى حمض الخليك (منظم نمو)
Phenyl acetic acid	فينيل حمض الخليك
Phenyl iso butyric acid	فينيل حمض الأيزوبيوتريك المشابهة
Phenol	فينول
Phenoxy compounds	مركبات الفينوكسي

Phellogen (Cork cambium)	كامبوم فلينى – الفلورجين
Phenoxy acetic acid	فينوكسى حمض الخليك (منظم نمو)
Phenyl acetic acid	فينيل حمض الخليك (منظم نمو)
Phenyl iso propionic acid	فينيل حمض البروبيونيك المشابهة (منظم نمو)
Phosphorylase enzyme	إنزيم الفوسفوريليز
phosphorylation	تفاعل الفسفرة
Phosphorylizingenzymes(Phosphorylase)	إنزيمات الفسفرة (فوسفوريليز)
Photo –Oxidation	أكسدة ضوئية
Phosphatases	الفوسفاتيزات (إنزيمات)
Phosphate	فوسفات (مجموعة كيماوية)
Phosphorylase	تحلل فوسفوري (إنزيم)
Photoperiodism	تأقت ضوئى
Photoperidic Induction	دفع التأقت الضوئي
Photo –Inductive cycle	دورة دافعة ضوئيا
Phototropism	إنتحاء ضوئى
Phosphoryl-enzyme-complex	معقد الإنزيم – الفوسفوريل
Physiological dormancy	الكمون الفسيولوجى
Physiological roles	أدوار فسيولوجية
Phytochrome system pigment	نظام صبغات الفيتوكروم
Pictinase	بكتنيز (إنزيم)
Pine apple	نبات الأناناس
Pinicillium digitatum	فطرة (اسم علمى)
Pisum sativum	نبات البسلة (اسم علمى)
Picking	جمع – قطف
Plantlets	نبيتات
Plant hormones	هرمونات نباتية
Plant growth substances	مواد النمـــو النباتية
Plant growth regulators	منظمات النمو النباتية
Plastic	مرن – بلاستيك
Plasticity	ليونة – مطاطية
Plastoquinones	بلاسيتوكينون (ناقل الإلكترونات)
Plugging	إنسداد
Plumular hook curvatior	إنحناء قمة الريشة بشكل خطافى
Plumbago indica	نبات (إسم علمى)
Positive allosteric effector	مؤثرات موجبة بديلة
Poisons	سموم
Polar transport	الإنتقال القطبى
Poly phenols	فينولات عديدة
Potato tubers	درنات البطاطس
Positive effectors	مؤثرات إيجابية
Powder	مسحوق
Potomogen	ياسنت الماء (جنس نباتى)
Popululus robusta	نبات الحور (اسم علمى)
Poinsettia	البوانسيانا (جنس نباتى)
Poly glycosides	جليكوسيدات عديدة

polymers	بولمرات – تكاثفات
Polyphenol oxidase	بولى فينول أوكسيديز (إنزيم)
Porphyrin	البورفرين (مجموعة كيماوية)
Prevention	منع
Product inhibition	تثبيط نواتج التفاعل
Promotion	تحفيز - تشجيع
Prosthetic group	مجموعة تعويضية أو إضافية
Proton	البروتون
Product	الناتج
proteolytic	تفكيك الروابط الببتيدية
Prop root	جذور مساعدة
proenzyme	إنزيم أولى- أصل الإنزيم
Protoplasmic streaming	إنسياب سيتوبلازمى
Procedure	الإختبار - الطريقة
Product inhibition	إعاقة الناتج
Promeristem	المرستيم الأول
proenzymes	الإنزيم الخامل
Protein	بروتين
Protractor	صورة إشعاعية
Proteases	البروتييز (إنزيمات تحليل بروتين)
Prophase	التمهيدى (أحد أطوار الانقسام النووى)
Procedure	طريقة
Propanol	البروبانول - كحول البروبايل
Provitamins	مولدات أو بوادئ تكوين الفيتامين
Progress curve	منحنى إطراد
Primordium	بداءة ورقية
Primer	بادئ
Principle	أساس
Priderm	بريديرم (نسيج واق)
Pricycle	طبقة محيطة - البريسيكل
Primary dormancy	لكمون الأولى
Pteriduim aquilinum	نبات البتريدم (اسم علمى)
Pseudomonas	جنس نباتى
Prunus persica	الخوخ (اسم علمى)
Purification	تنقية
Purine	بيورين(قاعدة نيتروجينية)
Purine nucleoside	نيوكليوتيدات بيورينية
Pyrunus malus	التفاح (اسم علمى)
Pyrogallol	بيروجالول(مركب فينولى)
Pyridoxine	البيريدوكسين (فيتامين)
Pyridoxamine	بيرودوكسامين (فيتامين)
Pyridine derivatives	مشتقات البيريدين
Pyridoxal phosphate	البيريدوكسال فوسفات
Pyridoxiamine phosphate	فوسفات البيريدوكسى أمين
Pyruvate dehydrogenase	ديهيدروجينيز حمض البيروفيك(إنزيم)

Pyruvic acid	حمض البيروفيك
(Q)	
Quasireversible	ثابتة
Quiesceuce	سكون ؛ مثل سكون البراعم
Quinoid dyes	صبغات الكوينويد
(R)	
Racemases enzymes	مجموعة إنزيمات الراسيمنيز
Radiometer pH	جهاز يمكن إستخدامه لتثبيت وسط التفاعل ، من حيث رقم الحموضة
Radical	المجاميع الفعالة – الشقوق
Radish	الفجل (نبات)
Rahamonse	رامنوز (سكر)
Rate	معدل – عجلة
Raffinose	الرافينوز (سكر)
Random molecular motion	حركة عشوائية للجزيئات
Ray initials	بدايات الأشعة
Ray flowers	الأزهار الشعاعية
Reagents	جواهر كشافة
Receiver	مستقبل
Red light	الضوء الأحمر
Reduction reaction	تفاعل إختزال
Regulation basis	قواعد تنظيم
Regulate	ينظم
Regulator or allosteric enzyme	الإنزيم المنظم و ذو البدائل
Reaction velocity constant or rate K constant	ثابت التناسب
Reducing agent or Reductant	عامل إختزال
Relative	نسبي
Respiration	تنفس
Rest stage	طور الراحة
Respiratory climateric	ذروة الحدية الحرجة للتنفس
Respriatory roots	جذور تنفسية
Resonating forms	صور غير ترددية
Reversal of red light effects	إنعكاس تأثير الضوء الأحمر
Relationship	علاقة
Relative specificity	تخصص نسبي
Rhizopus suinus	فطره الرايزوبس (اسم علمى)
Rhizobium	الرايزوبيوم (بكتيريا)
Rhizopus suinus	فطرة الرايزوبس (اسم علمى)
Rhizopogom roseus	فطرة (اسم علمى)
Rhizobium japanicum	نبات (اسم علمى)
Rhoeo discolor	نبات (اسم علمى)
Ribonuclease	ريبونيوكليز (إنزيم)
Ribosome	ريبوزوم
Riboflavin 5 phosphate	ريبوفلافين ٥ فوسفات
Riboflavine	الريبوفلافين (صبغة نباتية)
Ribonucleases	ريبونيوكليز (إنزيمات)

Ribes satsvum (blockberry)	نبت العليق (اسم علمى)
Ricinus communis	الخروع (اسم علمى)
Ribitol	ريبيتول (سكر كحولى)
Root primordium	بداية جذرية
Root formation	تكوين الجذور
Root elongation	إستطالة الجذر
Root growth	نمو الجذر
Rosette Plants	نباتات متوردة أى متقاربة العقد ، متزاحمة الأوراق
Rosa sinensis	نبات الورد (اسم علمى)
Rosedual effects of herbicides (Persistence)	الأثر المتبقى لمبيدات الحشائش
RNA	الحمض النووى الريبوزى
Rubber	المطاط
Rumex obtusifolium	الحميض (اسم علمى)
Rutin	الروتين
(S)	
Salmalia malaborica	نبات (اسم علمى)
Salting out	تمليح
Self regulation	تنظيم ذاتى
Selectivity of herbicides	الإختيارية مبيدات الأعشاب
Sap wood	عصارة الخشب
Schardinger enzyme	شاردنجر (إنزيم)
Sclerenchymatous cells	خلايا إسكلرنكمية
Seedling growth	نمو البادرات
Seed dormancy	كمون البذرة
Seed germination	إنبات البذور
Seed formation	تكوين البذور
Seminal adventitions root	جذور بذرية عرضية
Senescences	شيخوخة
Senerges or additive effects	تأثيرات مشجعة أو إضافية
Serin	سيرين (حمض أمينى)
Seurvey	مرض الأسقربوط
Sex expression	التعبير الجنسى من حيث نوع الأزهار
Sex ratio	النسبة الجنسية
Shooting	تكوين الأفرع الجانبية و الأشطاء
Shoot and root system	مجموع الخضرى والجذرى
Short day plants	نباتات النهار القصير
Shikimic acid	حامض الشكيميك
Sigmoid	على شكل حرف S
Site of synthesis	مركز التخليق
Sites	أماكن - مراكز
Silene armeria	نبات (اسم علمى)
Silicagel	السليكاجل (مادة إدمصاص)
Simazine	سيمازين
Skeleton ring of gibbane	حلقة هيكل الجبيان
Slide chromatography	ألواح الكروماتوجراف أو التفريد اللوني

Slope	ميل
Sodium chlorate	كلورات الصوديوم
Substrate	مادة التفاعل
Solanm	سولانم (جنس نباتى)
Solanum tuberosum	نبات البطاطس (اسم علمى)
Somogyi's	دليل – جوهر كشاف
Solvent	مذيب
Solubility limit	حدود ذائبية
Specificity	تخصص
Spectrophotometers	أجهزة قياس كثافة اللون ، أو طيف الإمتصاص وهى تفاضلية
Specific activity	نشاط نوعي
Spectrophotometers	أجهزة قياس كثافة اللون معتمداً على مقدر الطيف الضوئى الممتص لتفاعلات المادة المراد تقديرها مع الجوهر الكشاف
Spherosomes	الإسفيروزومات (عضيات خلوية) – أجسام كروية
Standard	قياسى – معيارى
Standard reduction oxidation redox or reduction potential	الطاقة الإختزالية التأكسدية المعيارية ، أو القياسية
Standard value	قيمة قياسية أو معيارية
Starch synthetase	إنزيم تخليق النشا
Stabilisation	ثبات – إستقرار
Stevia redandiana	نبات (اسم علمى)
Stress	إجهاد
Stress condition	ظروف الإجهاد
Sucrase	سكريز – إنفرتز (إنزيم)
Substrate inhibition	تثبيط مادة التفاعل
Substrate concentration	تركيز مادة التفاعل
Substrate constant	ثابت مادة التفاعل
Sulfhydryl group SH-SH	مجموعة روابط كبريتية – هيدروجين
Sulfa drugs	عقاقير سلفا
Substrate inhibition	تثبيط مادة التفاعل
Substrate	مادة التفاعل
Secondary dormancy	كمون ثانوى
Sucrose gradient	سكروز متدرج التركيز
Sucrose	سكروز (سكر)
Sesquiterpene	سسكوتربين (مركب عضوى يتركب من ١٥ ذرة كربون)
Squalene	سكوالين (مركب عضوى)
Stem growth	نمو الساق
Stenospetenocarpy	ثمرة لابذرية
Stratification	تنضيد – كمر
Strawberry	الفراولة (نبات)
Stem elongation	إستطالة الساق
Stem regions	مناطق الساق
Stimulation	تشجيع

Stereochemical specificity	تخصص فراغي (تشابه ضوئي)
Steroids	الإستيرولات
Structrual requirements	متطلبات تركيبية
Structure	تركيب
Stress resistance	مقاومة الإجهاد
Structural specialization	تخصص تركيبي
Succinate dehydrogenase	سكسنيت ديهيدروجينيز (إنزيم)
Succinamic acid	حمض السكسيناميك
Substituted urea	يوريا إستبدالية
Substituted urea compounds	مركبات اليوريا الإستبدالية
Sub culturing	تكرار وتعدد مرات الزراعة
Substrate	مادة التفاعل
Subapical meristem	مرستيم تحت القمى
Sugar marple	نبات
Substrate specificity	تخصص مادة التفاعل الأم
Sugar phosphate	سكر مفسفر
Sucrose synthetase	إنزيم تخليق السكروز
Succinate dehydrogenase	سكسنيت ديهيدروجينيز (إنزيم)
Succinic acid	حمض السكسنيك
Sucrase	السكريز – إنفرتيز (إنزيم)
Substrate	مادة التفاعل
Swelling	انتفاخ
Synergesic effect	تأثير مشجع
Systein	سستيئين (حمض أمينى)
Systemic herbicides	مبيدات حشائش جهازية
Systemic	جهازى – وعائى
Symbiosis	المعايشة
Synergestic	محفز – مشجع
Synthesis	تخليق – تكوين
Synthetic auxins	أوكسينات مخلقة
(T)	
Taraxacum officinale	نبات (اسم علمى)
Taxodaceae	السرو (فصيلة نباتية)
Taxodium sp	شجرة المستنقعات (اسم علمى)
TCA cycle	دورة الأحماض الثلاثية الكربوكسيلية
TCAA	تراى كلوروحمض الخليك
Temple	هيكل – اسطمبة
Temperature	درجة الحرارة
Temperature coefficient	معامل حرارى
Tetraterpens	رباعى التربيين
Telophase	الطور النهائى فى الانقسام النووى
Thermolabile	عامل ملامسة متحرك
Thermoperiodicity	تأقت حرارى
Thermodynamic properties	خصائص الديناميكيا الحرارية
Thermostable	ملامسة ثابتة

Thermophilic bacteria	الينابيع الحارة
The competitive inhibitors	المعوقات التنافسية
The Vitamins	الفيتامينات
Thioglucoside	ثيو جلوكوسيد
Thiamine	ثيامين
Thiamine pyrophosphate	الثيامين بيروفوسفات
Thioglucoside	ثيو جلوكوسيد
Thiocarpamates	الثيوكاربامات
Thin layer chromatography	الفصل اللونى بإستخدام الطبقة الرقيقة
Thio-ether link	رابطة إيثيرية كبريتية
Thio groups	مجموعات كبريتية
Thiol groups	مجموعه كبريتية
Thioesters	استرات كبريتية
Thin Layer	طبقة رقيقة
Thyrelase	الثيريليز(إنزيم)
Till dripping	حتى تساقط نقط المحلول
Timing of treatment	موعد المعاملة
Tissues differantiation	تكشف أوتمايز الأنسجة
Tissue cultures	زراعة أنسجة
Tobacco pith	نخاع نبات الدخان
Tochoferol = Tocopherol	توكوفيرول(فيتامين)
Tonico	التونيكا (طبقة خلوية فى القمة النامية للساق)
Transport of auxins	إنتقال الأوكسين
Transamination	نقل مجموعة الأمين
Trans ketolase	إنزيم ناقل لمجموعة كيتون أو أكسو
Transferase	إنزيمات النقل
Transformation	تحول
Transport	إنتقال
Transaminases	إنزيمات ناقلات مجموعة الأمين
Transphosphorylase	ناقلات الفوسفات (إنزيمات)
Trans configuration	صورة الوضع المخالف
Trans and cis position	وضع التشابه الهندسي المخالف و المضاهي
Trans cinnamic acid	حمض السيناميك فى الوضع المخالف
Translation	ترجمة – نسخ
Trans glycosylase	إنزيم ناقل للجلوكوز
Transphosphorylase	إنزيم ناقل لمجموعة الفوسفات
Transport	إنتقال
Trans	وضع مخالف
Troumatic acid	حمض التروماتيك
Tropaeolum majits	نبات (اسم علمى)
Tropisms	حركات انتحائية – انتحاءات – استجابات
Tropical epiphytes	نباتات إستوائية معلقة
Tributyrin	ثلاثى بيوتيرين
Trichloro acetic acid	تراى كلورو حمض الخليك
Tri chlorophenoxy butyric acid	تراى كلوروفينوكسي حمض البيوتريك

Trichoro benzoic acid	تراى كلور وحمض البنزويك
Trifolium pratense	نبات القرنفل الأحمر (اسم علمى)
Trimers or tetramers	تجمعات ثلاثية ، أو رباعية (ثلاثيات أو رباعيات)
Tri- phosphonucleotides	النيوكليوتيدات ثلاثية الفوسفات
Triazole	الترايزول (مركبات)
Triazines	الترايازينات
Tryptophane synthetase	إنزيم تخليق التربتوفان
Tryptamine	تربتامين
Trypsin	التربسين (إنزيم)
Trypsinogen	التر بسينوجين (إنزيم غير فعال)
Turger pressure	ضغط الإمتلاء وهو يساوى الضغط الجدارى ويضاده فى الاتجاه
Tropaeolum majus	نبات أبوخنجر (اسم علمى)
Tropism	إنتحاءات – استجابات
tRNA	الحمض النووى الريبوزى الناقل
Two pathways	مسارين
Tyloses	التيلوزات
Tyrosine	التيروسين (حمض أمينى)
Tyrosinase	التيروسينيز (إنزيم)
(U)	
Ubiquinone	كينون (مركبات نقل الإلكترون)
Urease	يوريز (إنزيم)
Uridine phosphate Coenzym	فوسفات اليوريدين وهى قرائن إنزيمات مرافقة لبروتينات إنزيمية معقدة
Useful work	شغل نافع
Use	يستعمل
Uncompetitive	غير تنافسية
(V)	
Valin	فالين (حمض أمينى)
Van der waals	قوى فان ديرفال
Van't Hoff	فان هوف
Vegetative growth	نمو خضرى
Velocity constant	ثبات سرعة التفاعل
Velocity	معدل نشاط التفاعل
Vermiculite	فيرميكيوليت
Vernatization	إرتباع
Vitamine B complex	فيتامين B المركب
Vitamin B_2	فيتامين ب٢
Vitamine C	فيتامين جـ
Vitis vinifers	نبات (اسم علمى)
(W)	
Water soluble vitamins	فيتامينات ذائبة فى الماء
water logging	غدق
Wall pressure	ضغط الجدار الخلوى
Weed control	إبادة الحشائش
Wheat coleoptiles straight growth test	اختبار النمو المستقيم لغمد الورقة الأولي في القمح

Wilted		ذابلة
Witches broom form		شكل المقشة
	(X)	
Xanthine or hypoxanthine		القاعدة النتروجينية البيورينية "زانثين"
Xanthium leaf disk bioassy		الإختبار الحيوى بإستخدام أقراص من ورقة الزانثيوم
Xanthium stramarium		نبات الزانثيوم أو السيدوم (اسم علمى)
Xanthopyhll		الزانثوفيل (صبغة نباتية)
	(Y)	
Yellow enzyme		الإنزيم الأصفر
	(Z)	
Zea mays		الذرة الشامية (اسم علمى)
Zeatin		زياتين (منظم نمو)
Zea mays genetic dwarf		ذرة شامية قزمية وراثياً
Zero order		القوة الصفرية
Zenoxanthin		الزنثانتين (صبغة نباتية)
Zimazine		سيمازين
Zintia elegans		نبات (اسم علمى)
Zymogen		زيموجن (إنزيم خامل أو غير فعال)
Zwitterion		ملح داخلي

The Greek Alphapet الأبجدية الإغريقية

الحرف الكبير	الحرف الصغير	اللفظ	النطق	الحرف الكبير	الحرف الصغير	اللفظ	النطق
Α	A	Alpha	ألفا	Ν	ν	Nu	نيو
Β	β	Beta	بيتا	Ξ	ξ	Xi	زى
Γ	γ	Gamma	جاما	Ο	ο	Omicron	أومكرون
Δ	δ	Delta	دلتا	Π	π	Pi	بى
Ε	ε	Epsilon	إبسلون	Ρ	ρ	Rho	رو
Ζ	ξ	Zeta	زيتا	Σ	σ	Sigma	سجما
Η	η	Eta	إيتا	Τ	τ	Tau	تاى
Θ	θ	Theta	ثيتا	Υ	υ	Upsilon	أوبسلون
Ι	ι	Iota	لوتا	Φ	φ	Phi	في
Κ	κ	Kappa	كابا	Χ	χ	Chi	شي
Λ	λ	Lambda	لامدا	Ψ	ψ	Psi	بسي
Μ	μ	Mu	ميو	Ω	ω	Omega	أوميجا

ملحق رقم (٣) : تركيب محلول التغذية الأساسى فى مزارع الأنسجة (موراشيج وسكوج)

Composition of basal nutrient medium of Murashige and Skoog .

Constituent		**Concentration (mg/l)**
Macro – nutrients	NH_4NO_3	1650
	KNO_3	1900
	$CaCL_2.2H_2O$	440
	$MgSO_4.7H_2O$	370
	KH_2PO_4	170
Micro-nutrients	$MnSO_4.4H_2O$	22.30
	$ZnSO_4.4H_2O$	8.60
	$3BO_3$	6.20
	KI	0.83
	$NaMoO_4.2H_2O$	0.25
	$Cu\ SO_4.2H_2O$	0.025
	$Co\ Cl_2.6H_2O$	0.025
Iron	Na_2EDTA	37.25
	$FeSO_4.7H_2O$	27.85
Vitamins	Nicotinic acid	0.5
	Pyridoxine- HCl	0.5
	Tiamin -HCl	0.1
	Myo-inositol	100.0
Amino acids	Glycine	2.0
Sugars	Sucrose	30000

طريقة تحضير محلول (موراشيج وسكوج)

Stock solution S.S	Constituents	g/liter S.S	mg/liter medium	To make up liter of MS medium ml
A	NH_4NO_3	82.5	1650	20
B	KNO_3	95.0	1900	20
C	H_2BO_3	1.24	6.2	5
	KH_2PO_4	0.05	170	
	KI	34.0	0.83	
	$Na_2MoO_42H_2O$	0.005	0.25	
	$CoCl_22H_2O$	0.166	0.025	
D	$CaCl_22H_2O$	88.00	440	5
E	$MgSO_47H_2O$	74.00	370	5
	$MnSO_44H_2O$	1.72	22.3	
	$ZnSO_44H_2O$	4.46	8.6	
	$CuSO_45H_2O$	0.005	0.025	
F	Na_2EDTA	7.45	37.25	5
	$FeSO_47H_2O$	5.57	27.85	
G	Thiamine HCl	0.2		5
	Nicotinic acid	0.1		
	Pyridoxine HCl	0.1		
	Glycin	0.4		

Stock solution F : is made differentially from the other .

To prepare stock solution F : dissolve each constituents in 200 ml distilled water : heat Na2EDTA solution ; with continuous stirring add FeSO47H2O solution when cool dilute to 1000 ml wit distilled water .

Myo-Inosito ; 1 g/1 , Biotin ; 0.2 mg/1 , Asparagen ; 125 mg/1 , Glutamine ; 200 mg/1 and Adenine sulfate ; 20 mg/1 were added respectively to the MS medium as suggested by the authore (Helaly *and Hanan El Hoseiny*, 2007) .

نظام الوحدات العالمى
The International System of Units (SI)

وهو نظام للوحدات والمقاييس المعتمدة من المؤتمر العام للوحدات والمقاييس الذى عقد فى باريس عام ١٩٦٢ ، ويعتمد كثيرا على النظام المترى(متر meter – كيلو جرام kilogram –ثانية second –أمبير Ampere mksA) ، ويتكون النظام من سبع وحدات أساسية basic units والوحدات المشتقة derived units .

١ – الوحدات السبع الأساسية

الرمز Symbol	إسم الوحدة الدولية Name of SI basic unit	المقدار Quantity	التعريف للوحدة الدولية
m	meter المتر	lengthالطول	هو الطول الذى يقطعه الضوء فى الفراغ خلال فترة زمنية (1/299792458) من الثانية.
Kg	kilogram الكيلو جرام	mass الكتلة	هو كتلة قطعة عيارية من البلاتين محفوظة بمتحف فى باريس.
s	second الثانية	time الزمن	هى زمن (9192631770) شعاع من ذرة السيزيوم 133.
A	Ampere الأمبير	التيار الكهربائى	هو التيار الثابت الذى إذا مر خلال سلكين متوازيين لا نهائى الطول ومساحة مقطعيهما مهملة وموضوعان على بعد متر واحد من بعضهما البعض فى الفراغ يحدثان قوة بينهما قدرها $2x10^{-7}$ نيوتن لكل متر.
K	الكالفن Kalven	درجة الحرارة	هو الجزء (1/273) من درجة الحرارة المطلقة للنقطة الثلاثية للماء .

mol	المول	mole	كمية المادة	هو كمية المادة فى نظام يحتوى على عدد من الوحدات ، تعادل عدد الذرات فى 0.012 كيلو جراما من الكربون 12.
cd	كانديلا	candela	شدة السطوع	هو الشدة الضوئية فى اتجاه معين لمصدر يشع ضوءً أحادى اللون ، تردده 540 x 10^{12} هرتز ، وله شدة اشعاع فى هذا الاتجاه تساوى 1/683 مرات لكل ستريديان

الوحدة	التعريف
المتر (m)	هو الطول الذى يقطعه الضوء فى الفراغ خلال فتـــرة زمنية (1/ 2997 92458) من الثانية
الكيلو جرام (kg)	هو كتلة قطعة عيارية من البلاتين محفوظة بمتحف فى باريس .
الثانية (s)	
الأمبير (A)	هى زمن (9192631770) شعاع من ذرة السيزيوم 133 . هو التيار الثاب تالذى إذا مر خلال سلكين متوازيين لا نهائى الطول ومساحة مقطعيهما مهملة وموضوعان على بعد متر واحد من بعضهما البعض فى الفراغ يحدثان قوة بينهما قدرها 2 x 10-7 نيوتن لكل متر .
الكالفن (k)	هو الجزء (1/273) من درجة الحرارة المطلقة للنقطة الثلاثية للماء .
المول (mole)	هو كمية المادة فى نظام يحتوى على عدد من الوحدات ، تعادل عدد الذرات فى 0.012 كيلو جراماً من الكربون .
كانديلا (cd)	هى الشدة الضوئية فى اتجاه معين لمصدر يشع ضوءاً أحادى اللون تردده 540 x 1012 هرتز وله شدة إشعاع فى هذا الإتجاه تساوى (1/683) وات لكل ستريديان .

٢- الوحدات المشتقة Derived units فى نظام الوحدات العالمى SI

المقدار Quantity	اسم الوحدة الدولية Name of SI basic unit	الرمز Symbol	الوحدة المكافئة
المساحة	Square meter	m^2	
الحجم	Cubic meter	m^3	
التردد	Hertz	Hz	s^{-1}
كثافة المادة	Kilogram per cubic meter	Kg/m^3	
الانطلاق، السرعة	Meter per second	m/s	
السرعة الزاوية	Radian per second	rad/s	
التسارع ، العجلة	Meter per second square	m/s^2	
التسارع الزاوى	Radian per second square	rad/s^2	
القوة	Newton	N	Kg.m/s
الضغط والاجهاد	Pascal	Pa	N/m^2
اللزوجة المجردة	Square meter per second	m^2/s	
اللزوجة الحركية	Newton-second per square meter	$N.s/m^2$	
الشغل، الطاقة، كمية الحرارة	Joule	J	N.m
القدرة	Watt	W	J/s
كمية الكهرباء (الشحنة)	Coulomb	C	A.s
فرق الجهد، القوة الدافعة الكهربية	Volt	V	J/C,W/A
قوة المجال الكهربى	Volt	V/m	N/C
المقاومة الكهربائية	Ohm	Ω	V/A
السعة الكهربائية	Farad	F	A.s/V
الفيض المغناطيسى	Weber	Wb	V.s
الحث	Henry	H	V.s/A
كثافة الفيض المغناطيسى	Tesla	T	Wb/m^2
قوة المجال المغناطيسى	Ampere per meter	A/m	
قوة محركة مغناطيسية	Ampere	A	
فيض السطوع	Lumen	lm	cd.sr
السطوع	Candela per square meter	Cd/m^2	
الإضاءة	Lux	lx	lm/m^2
العدد الموجى	1 per meter	m^{-1}	
إنتروبى (الكظم)	Joule per kelvin	J/K	
السعة الحرارية	Joule per kilogram-kelvin	J/kg.K	
الحمل الحرارى	Watt per meter-kelvin	W/m.K	

٣- الكسور والمضاعفات للوحدة

اسم الكسر أو المضاعف		معامل التضعيف	الرمز
تيرا	Tera	10^{12}	T
جيجا	Giga	10^{9}	G
ميجا	Mega	10^{6}	M
كيلو	Kilo	10^{3}	K
هكتو	Hecto	10^{2}	h
ديكا	Deka	10	da
ديسى	Deci	10^{-1}	d
سنتى	Centi	10^{-2}	c
مللى	Milli	10^{-3}	m
ميكرو	Micro	10^{-6}	µ
نانو	Nano	10^{-9}	n
بيكو	Pico	10^{-12}	p
آتو	Atto	10^{-18}	a

٤- معطيات وثوابت اساسية

Rydberg constant ثابت رايدبرج	$R_{11} = 1.1x10^{7}/m$
	$C = 2.997925x10^{8} m/s$
Light velocity سرعة الضوء	$G = 6.67x10^{-11} n.m^{2}/kg^{2}$
Gravitational ثابت الجاذبية	$Na = 6.022x10^{26}$
constant	particles/kg.atom
Avogadro's عدد أفوجادرو	$K = 1.3807x10^{-23}$ J/k
number	R = 8314 J/(kg)(mol)(k)
Boltzmann ثابت بولتزمان	= 1.9872 kcal/(kg)(mol)(k)
constant	$h = 6.6262x10^{-34}$ J.s
Gas constant ثابت الغاز	$e = 1.60219x10^{-19}$ C
Plank constant ثابت بلانك	$m_e = 9.1095x10^{31}$ kg
Electron charge شحنة الالكترون	$= 5.4859x10^{-4}$ u
Electron كتلة السكون للالكترون	$m_p = 1.67265x10^{-27}$ kg
mass	= 1.0072766 u
Proton mass كتلة السكون للبروتون	$m_n = 1.67495x10^{-27}$ kg
Neutron كتلة السكون للنيوترون	= 1.0086650 u
mass	$\varepsilon o = 8.85419x10^{-12} C^{2}/N.m^{2}$
ثابت المجاوزية (السماحية) : سماحية	$\mu o = 4\pi x10^{-7} N/A^{2}$
ثابت الانفاذية-نفاذية الفراغ – الفراغ	$g = 9.80664 m/s^{2} = 32.17 ft/s^{2}$
تسارع الجاذبية العيارى	$5.98x10^{24}$ kg
كتلة الأرض	$6.37x10^{6}$ m
متوسط نصف قطر الأرض	$5.57 g/cm^{3}$
متوسط كثافة الأرض	$3.84x10^{8}$ m
متوسط المسافة بين الأرض والقمر	$1.496x10^{11}$ m
متوسط المسافة بين الأرض والشمس	$1.99x10^{30}$ kg
كتلة الشمس	$7x10^{8}$ m
نصف قطر الشمس	$0.032 cal/(cm^{2})(s) = 0.134$
شدة الإشعاع الشمسى عند الأرض	$J/(cm^{2})(s)$
Solar constant الثابت الشمسى	$1.4 kw/m^{2}$
Atomic mass وحدة الكتلة الذرية	amu $= 1.66x10^{-27}$ kg
unit	

٥- قوى العدد "١٠"

$$1 = 10^0$$
$$10 = 10^1$$
$$100 = (10)(10) = 10^2$$
$$1000 = (10)(10)(10) = 10^3$$
$$1.000.000 = 10^9$$

$$0.1 = 1/10 = 10^{-1} = 1x10^{-1}$$
$$0.01 = 1/100 = 1/10^2 = 10^{-2} = 1x10^{-2}$$
$$0.001 = 1/1000 = 1/10^{-3} = 1x10^{-3}$$
$$0.000.000.01 = 1/10^8 = 10^{-8} = 1x10^{-8}$$

٦- معاملات التحويل

كتبت معاملات التحويل فى الصورة اللابعدية. ولاستخدام هذه المعاملات يلاحظ أن الصورة الرمزية 2.54 cm/in تعنى أن هناك 2.54 cm فى كل بوصة 1 inch . وعند ضرب كمية معينة فى أحد هذه المعاملات فإن وحدات هذه الكمية فقط هى التى تتغير . وعلى سبيل المثال فإن :

30 in = (30 in) (2.54 cm/in) = 76.2 cm

5 cm = (5 cm) (1/2.54 cm/in) = 1.97 in

الطول	**الضغط**
*2.54 cm/in	*1.01325x10^{5} (N/m^{2})/atm
*0.3048 m/ft	*1.01325 bars/atm
*1.609344 km/mi	*0.01(N/m^{2})/(dry/cm^{2})
9.461x10^{15} m/light-year	6.895x10^{3} (N/m^{2})/(1b/in^{2})
الزمن	133.32 (N/m^{2})/mm Hg at 0^{o}C
*86.400 s/day	76 cm Hg/atm
3.16x10^{7} s/yr	14.7 (1b/in^{2})/atm
الكتلة	1 Torr/mm Hg
1.6606x10^{-27} kg/u	**الشغل والطاقة**
6.022x10^{26} u/kg	*10^{7} ergs/J
السرعة	*4.184 J/cal
*0.3048 (m/s)/(ft/s)	*3.60x10^{6} J/kwh
60(mi/h)/88 (ft/s)	*1054 J/Btu
1.47 (ft/s)/(mi/h)	1.6022x10^{-19} J/ev
0.447 (m/s)/(mi/h)	6.242x10^{18} ev/J
1.609 (km/h)/(mi/h)	0.239 cal/J
القوة	0.738 ft.lb/J
*10^{5} dyn/N	23.06 (kcal/g mol)/(eV/molecule)
4.45 N/lb	1 u+931.5 MeV
0.225 lb/N	**القدرة**
1 kg weights 2.21 lb at g = 9.80 m/s^{2}	746 w/hp
	550 (ft.lb/s)hp
	الكهربائية
	1.6022x10^{-19} C/electron charge
	96.485 C/faraday
	*10^{4} G/T

* التحويلات المضبوطة

٧- تحويل الوحدات

الزاوية

1 radian = 57.30°

1 degree = 1.745×10^{-2} radian = 601 = 3600^{n} .

= 1/360 rev.

1 revelation = 2π radian = 360° .

الطول

1 meter = 10^{10} A° = 100 cm = 3.281 ft = 39.37in .

1 AU (astronomical unit) = 1.496×10^{8} Km .

1 Fermi (F) = 10^{-15} m = 10^{-13} cm = 10^{5} A° .

1 inch = 2.54 cm .

1 light year = 9.461×10^{12} Km = 0.3066 pc .

1 parsec (pc) = 3.086×10^{16} m = 3.262 light year .

1 mile = 1760 yard .

1 yard = 3 ft = 91.44 cm = 36 in .

الزمن

1 second = 1/60 min = 1/3600 h = 1.157×10^{-5} day .

1 year (yr) = 3.156×10^{7}s = 365.24 days = 8.766×10^{3}h .

1 sidereal day = 0.9973 day .

الكتلة

1 kilogram = 1000 g = 10^{-3} ton = 2.205 lb-mass .

1 atomic mass unit (u) = 1.6605×10^{-27} kg .

1 carat = 0.2 g = 2×10^{-4} kg .

1 grain = 6.48×10^{-5} kg .

1 gram (g) = 5 carat = 15.43 grains .

1 ton = 10^{3} kg .

1 ounce – mass (0z-mass) = 28.35 g = 1/16 lb –mass .

1 pound – mass = 0.4536 kg = 16 0z-mass .

المساحة

1 square meter = 10^{4} cm^{2} = 1.55×10^{3} in^{2} .

1 barn = 10^{-24} cm^{2} = 10^{-28} m^{2} .

1 square inch = 6.452 cm^{2} = 1/144 ft^{2} .

الحجم

1 cubic meter = 10^6 cm^3 = 35.31 ft^3 = 264.2 gal .

1 gallon (gal) = $3.785x10^{-3}m^3$.

1 liter = 10^{-3} m^3 = 1000 cm^3 .

الكثافة

1 kg/m^3 = 10^{-1} g/cm^3 = $3.613x10^{-5}$ lB-mass/in^3 .

1 lb mass/ft^3 = 16.02 kg/m^3 .

1 slug/ft^3 = 515.4 kg/m^3 = 32.17 lb-mass/ft^3 .

السرعة

1 m/s = 100 cm/s = 3.281 ft/s = 1.944 knot .

1 ft/s = 0.3048 m/s = 0.5925 knot .

1 km/h = 0.2778 m/s = 0.54 knot = 0.6214 mi/h .

1 knot , or nautical mile/h = 0.5144 m/s = 1.852 km/h .

العجلة

1 m/s^2 = 3.281 ft/s^2 = 0.102 gee .

1 cm/s^2 = 0.01 m/s^2 = $1.02x10^{-3}$ gee .

1 ft/s^2 = 30.48 cm/s^2 = 3.108 gee .

1 gee = 9.807 m/s^2 = 980.7 cm/s^2 = 32.17 ft/s^2 .

القوة

1 nt = 10^5 dynes = 0.102 kp = 0.2248 lb .

1 dyne = $1.02x10^{-6}$ kp = $2.248x10^{-6}$lb .

1 kilopond or kilogram force = 9.807 N = 2.205 lb .

الطاقة

1 joule = $9.478x10^{-4}$ Btu = 10^7 erg = 0.2388 cal .
= $6.242x10^{18}$ eV = $2.778x10^{-7}$ KWh .

1 British thermal unit (Btu) = $1.055x10^3$J = 252 cal .
= $2.931x10^{-4}$ KWh .

1 cal = 4.187 J = 3.968 Btu = $1.163x10^{-6}$ KWh .

1 eV = $1.602x10^{-19}$J = $1.602x10^{-12}$ erg .

1 kilowatt-hour (KWh) = $3.6x10^6$J = $8.598x10^5$ cal .

القدرة

1 watt = 3.412 Btu/h = 10^7 ergs/s = 0.2388 cal/s .

1 cal/s = 4.187 W = 3.088 ft/lb/s .

1 horse power (hp) = 745.7 W = 2.544×10^3 Btu/h .

= 178.1 cal/s .

1 kilowatt (KW) = 1000W = 238.8 cal = 1.341 hp .

الضغط

1 N/m^2 or Pascal Pa = 9.869×10^{-6} atm = 10^{-5} bar .

= 7.501×10^{-4} cm Hg = 10 $dynes/cm^2$.

= 7.501×10^{-3} torr.

1 atmosphere = 1.013×10^5 N/m^2 = 76 cm Hg = 14.7 lb/in^2 .

1 = bar = 10^5 N/m^2 = 0.9869 atm = 75.01 cm Hg .

1 cm Hg = 1.333×10^3 N/m^2 = 10 torr = 27.85 lb/ft^2 .

1 pound per square inch (psi) = 6.895×10^3 N/m^2 = 6.805×10^{-2} .
atm

الشحنة الكهربية

1 colomb (C) = 2.998×10^9 stat coulomb or e.s.u. of charge.

الجهد الكهربى

1 Volt (V) = 3.336×10^{-3} stat volt or e.s.u. potential .

المجال المغناطيسى

1 tes la (T) = Wb/m^2 = 10^4 gauss .

السعة

1 farad (F) = 8.988×10^{11} stat farad or e.s.u. of capacitance .

الحث

1 Henry (H) = 1.113×10^{-12} stat or e.s.u. of inductance .

Equivalents ٨- مكافئات

Energy (work)

1 J = 1 N . m = 1 kg .m^2 . s^{-2} = 1 W .s = 0.239 cal = 10^7 erg
1 W . h = 3.6 kW . s = 3.6 kJ = 0.86 kcal
1 MJ = 0.278 kWh
1 cal = 4.1868 J
1 cal (thermochemical) = 4.184 J
1 kcal = 1.163 W . h

Energy Consumption in the Evaporation of water

Heat of vaporization at 0°C = 2.50 kJ . g^{-1} H_2O (597 cal . g^{-1} H_2O)
at 10°C = 2.48 kJ . g^{-1} (592 cal . g^{-1})
at 20°C = 2.45 kJ . g^{-1} (586 cal . g^{-1})
at 30°C = 2.43 kJ . g^{-1} (580 cal . g^{-1})

Radiation

1 W . m^{-2} = 1 J . m^{-2} . s^{-1} = 1.43 . 10^{-3} cal . cm^{-2} . min^{-1}
1 cal . cm^{-2} .min^{-1} = 6.98 . 10^2 W . m^{-2} = 6.98 . 10^{-5} erg . cm^{-2} . s^{-1}
1 erg . cm^{-2} s^{-1} = 1.43 . 10^{-6} cal . cm^{-2} min^{-1} = 10^{-3} W . m^{-2}
1 klx = 4-10 W . m^{-2} (depending on light source)
1 W . m^{-2} (PhAR) = 3-5 µmol photons .m^{-2} = 30-50 nmol photons . cm^{-2} . s^{-1}
1 mol photons = 1.7 . 10^5 J (at λ = 700 nm) to 3 . 10^5 J (at λ = 400 nm)
1 fc (foot candle, obsolete) = 10.76 lux
1 ly (Langley, obsolete) = 1 cal . cm^{-2}

Pressure

1 MPa = 10^6 Pa = 10 bar
1 bar = 10^5 N.m^{-2} = 10^5 Pa = 100 J. kg^{-1} = 10^6 erg . cm^{-3}
1 bar = 750 torr = 0.9869 atm
1 torr = 1.33 . 10^{-3} bar = 1-mm column of mercury
1 atm = 1.0132 bar = 760 torr

Phytomass

1 g DM. m^{-2} = 10^{-2} t.ha-1
1 g org. DM = 0.45 g C = 1.5 g CO_2
1 g C = 2.2 g org. DM = 3.4 g CO_2
1 g CO_2 = 0.65 g org. DM = 0.32 g C

Gas Exchange

1 µmol CO_2 . m^{-2} s-1 = 0.044 mg CO_2 . m^{-2} . s^{-1}
1 mg CO_2 . m^{-2} . s^{-1} = 22.7 µmol CO_2 . m^{-2} . s^{-1}
1 mg CO_2 .dm^{-2} . h^{-1} = 0.028 mg CO_2 . m^{-2} . s^{-1} = 0.63 µmol CO_2 . m^{-2} . s^{-1}
1 g CO_2 turnover = 0.73 g O_2 turnover (RQ: CO_2/O_2 = 1)
1 g O_2 turnover = 1.38 g CO_2 tunover
$D_{CO2} = 0.64\ D_{H2O}$
$D_{H2O} = 1.56\ D_{CO2}$

Common Indicators **بعض الكواشف الشائعة**

Indicator الكاشف	pH range مدى الحموضة	Colour change تغير اللون Acid-Alkaline قلوى-حامضى
Methyl violet	0.1-1.5	Yellow-Blue
Thymol blue (acid)	1.2-2.8	Red-Yellow
Congo red	3.0-5.0	Blue-Red
Methyl orange	3.1-4.4	Orange red-Yellow
Bromcresol green	4.0-5.6	Yellow-Blue
Methyl red	4.2-6.3	Red-Yellow
Litmus	4.5-8.3	Red-Blue
Alizarin red	5.0-6.8	Yellow-Red
Bromphenol red	5.2-7.0	Yellow-Red
Bromcresol purple	5.4-7.0	Yellow-Purple
Phenol red	6.6-8.2	Yellow-Red
Cresol red	7.2-8.8	Yellow- Red
Phenolphthalein	8.3-10.0	Colourless-Red
Indigo carmine	11.6-14.0	Blue-Yellow

المختصرات الشائعة ورموزها ومعامل التحويل

Common Abbreviations, Symbols Conversion Factors

A	Area	*E*	Amount of water transpired.
Acc	Acceptor molecule	E	Eintein; amount of light quanta (1 E = 1 mol photons).
ADP	Adenosine diphosphate	E_p	Evaporative power of the air; potential evaporation.
ATP	Adenosine triphosphate	erg	Unit of energy or work (1 erg = 1 dyn-cm).
A	Adenine or adenosine	E_o	Standard electrode potentail.
A°	Angstrom	e^-	Electron
ACTH	Adrenocorticotrophic hormone.	EDTA	Ethylenediaminetetraacetic acid.
AMP,ADP,ATP	Adenosine 5′-mono-di-,and triphosphate.	ER	Endoplasmic reticulum
cAMP	Cyclic AMP	ESR	Electron spin resonance.
ala	Alanine	ETP	Electron transfer particle (from mitochondrial membrane).
arg	Arginie	*F*	Photosynthesis .
asn	Asparagine	F_g	Rate of gross photosynthesis (true photosthesis).
asp	Aspartic acid	F_n	Rate of net photosynthesis (apparent photosynthesis).
ATPase	Adenosine triphophsphate	f	femto, 10^{-15}
B	Plant biomass (also called phytomass, the massof a stand of plants).	$\mathcal{F}$	Farady
Δ*B*	Change in biomass (positive for a growing stand)	FAD, $FADH_2$	flavin adenine dinucleotide, oxidized and reduced forms.
Bar	Unit of pressure (1 bar = 10^5 Pascal)	FDP	Fructose-1,6-diphosphate.
°C	Degree Celsius; relative measure of temperature .	fmet	*N*-formylmethionine
C	Concentration	FMN, $FMNH_2$	Flavin mononucleotide and its reduced form.
C_a	Concentration of CO_2 and H_2O in the air outside a leaf.	FP	Flavoprotein
C_i	Concentration of CO_2 and H_2O in the intercellular system of a leaf.		
cal	Calorie, a unit of energy (1 cal = 4.1868 joule = 4.1868-10^7 erg).		

تابع المختصرات الشائعة ورموزها ومعامل التحويل

Common Abbreviations, Symbols and Conversion Factors

CAM	Crassulacean acid metabolism.	*g*	Gram; unit of mass.
Chl	Chlorophyll.	*G*	Grazing (loss of dry matter to consumers).
C	Cytosine	GAP	Glyceraldehydes-3-phosphate.
c	Centi, 10^{-2}	g	Gram, gravity
c	Velocity of light (vaccum), 2.997x 10^{10} cm sec^{-1}	G	Gauss, guanine, or guanosine.
^{14}C	Carbon 14	G	Giga, 10^{9}
cal	Calorie	ΔG^{al}	Standard free-energy change at pH 7.
cm	Centimeter	Gal	D-Galactose
CMP,CDP,CTP	Cytidine mono-di-, and triphosphate.	GDH	Glutamate dehydrogenase.
CoA,CoA-SH, acyl-CoA,acyl-S-CoA	Co enzyme A and its acyl derivatives.	GLC	Gas-liquid chromatcogr-aphy.
Co Q	Coenzyme Q ;ubiquinone	glc	Glucosamine
CPM	Counts per minute	GlcNAc	*N*-Acetyle-D-glucosamine.
CsCl	Cesium Chloride	gln	Glutamine
cys	Cyteine	glu	Glutamic acid
cyt	Cytochrome	gly	Glycine
D	Molecular diffusion coefficient ($m^2 - s^{-1}$).	GMP,GD-P,GTP	Guanosine mono-di-, and triphosphate.
d	Day as a unit of time .	G3P	Glyceraldehydes-3-phosphate {3-phosphglyceral-dehydes}.
d	Diameter.	G6P	Glucose-6-phosphate
DL_{50}	Drought lethality (degree of dryness causing 50%injury).	hr	Hour
DM	Dry matter.	ha	Hectare (1 ha = $10^4 m^2$).
dm^2	Unit of area;l for leaves, it refers to one (projected) surface.	*h*	Planck's constant (6.625 . 10^{-14} J . s).
d	desi, 10^{-1}	h	Hecto, 10^2
DNA	Deoxyribonucleic acid	H^+	Hydrogen ion
DNAase	Deoxyribonuclease	$_3H$	Tritium
DPN^+, DPNH	Same as NAD^+,NADH	Hb	Hemoglobin
$dm_2{}^2$	Unit of leaf area referring to the enire surface (upper and lower).	his	Histidine
dyn	Measure of force (1 dyn = 10^{-5} N).	I_o	Maximum radiation flux; that incident upon a stand of plants or body of water.
I_{abs}	Absorbed radiation.	I_a	Long-wavelength radiation from the atmsphere.

تابع المختصرات الشائعة ورموزها ومعامل التحويل

Common Abbreviations, Symbols and Conversion Factors

I_k	Compensation light intensity (at which $F = R$).	*LAI*	Leaf area index.
$\bar{I}_l$	Long-wavelength radiation balance.	*LAR*	Leaf area ratio.
$\bar{I}_s$	Short-wavelength radiation balance.	Lx	Lux; photometric unit of illuminance.
I_S	Light intensity at which photosynthesis in saturated.	m	Meter; unit of length
IAA	Auxin; indole acetic acid.	M	Molar; measure for concentration.
IR	Infrared radiation (>750 nm).	M_{abs}	Quantity of minerals absorbed.
ile	Isoleucine.	*MB*	Mineral content of a stand of plants.
IMP,IDP,ITP	Inosine mono-, di-, and triphosphate.	*MG*	Loss of minerals *via* grazing.
I	Irradiance; the radiation flux at a given level within a stand of plants or body of water .	*Mi*	Quantity of minerals incorporated.
J	Joule; unit of energy (1 J = 1 N.m)	*ML*	Loss of minerals as detritus.
J	Flux, mass flow	*Mr*	Minerals lost in inorganic form "recreation").
K	Kelvin; unit of temperature	mg	Milligram (1mg = 10^{-3} g).
K	Coefficient, conversion factor.	min	Minute.
K_f	Photosynthetic efficiency coefficient.	ml	Milliliter (1 ml = 10^{-3} l = 1 cm^3)
K_m	Recycling factor for mineral nutrients in a stand of plants.	mm	Millimeter; measure of length (1mm = 10^{-3} m) and measure of precipitation (1 mm precipita- tion = 1 liter water m^{-2} of ground).
K_{pp}	Productivity coefficient.	mol	Mole; unit of quanity.
k_T	Reaction rate of biochemical processes at a given temperature.	µm	Micrometer (1µm=10^{-6} m).
kcal	Kilocalorie (1 kcal = 10^3 cal)	M	Mega, 10^6
kg	Kilogram; unit of mass	m	Milli, 10^{-3}
kJ	Kilojoule (1 kJ = 10^3 joule)	Mb	Myoglobin
kLx	Kilolux (1 kLx = 10^3 lux)	MDH	Malate dehydrogenase
kW	Kilowatt (1 kW = 10^3 watt)	met	Methionine
l	Liter; unit of volume	mm Hg	Millimiters of mercury pressure.
L	Loss of organic dry matter as detritus.	µmol	Micromole
		mol,wt., M.W.	Molecular weight

تابع المختصرات الشائعة ورموزها ومعامل التحويل

Common Abbreviations, Symbols and Conversion Factors

L_E	Water loss via evapotranspiration.	mRNA	Messenger RNA.
L_I	Water loss *via* interception.	*n*	Number of particles.
L_O	Water loss *via* runoff and perculation.	N	Newton; unit of force ($1 N = 1 kg.m.s^{-2}$).
l	Wavelength (radiation)	NAD^+	Nicotinamide-adeninedinucleotide, reduced form: $NADH + H^+$ (reduction system).
λ	Latent heat of vaporization of water.	$NADP^-$	Nicotinamide-adenine dinucleotide-phosphate, reduced form:$NADPH + H^+$ ($NADPH_2$) reduction system .
LDH	Lactate dehydrogenase.	N	Normal concentration.
leu	Leucine.	N	Avogadro,s number, $6.022x10^{23} mol^{-1}$.
LH	Luteinizing hormone.	n	nono, 10^{-9}
ln	Logarithm to the base e.	^{15}N	nitrogen 15, "heavy" nitrogen.
Log	Logarithm to the base 10 .	NADP+,NADPH	Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, oxidezed and reduced form.
lys	Lysine.	*NAR*	Net assimilation rate (= unit leaf rate).
OAA	Oxalacetate.	nm	Nanometer($1 nm = 10^{-9} m$)
OH^-	Hydroxyl ion.	NMN^+, NMNH	Nicotinamide mononucleotide and its reduced form.
P	Turgor pressure	NOR	Nucleolar organizing region.
P	Production of vegetation	Q_H	Energy conversion associated with convection.
P_g	Gross productivity	Q_I	Energy conversion associated with radiation from the sun and reradiation.
P_i	Inorganic phosphate	Q_M	Energy conversion associated with metabolism.
P_n	Net productivity	Q_P	Energy conversion in plant communities.
π	Osmotic pressure		
Pa	Pascal; unit of pressure ($1 Pa = 1 N.m^{-2} = 10^{-5}$ bar).		
PER	Phosphoenol pyruvate		
PGA	3-phosphoglyceric acid		
pH	Negative logarithm of the hydrogen ion concentration.		
PhAR	Photosynthetically active radiation (400-700 nm).		
PP	Primary production (yield of a stand).		
ppm	Parts per million.		
PPR	Primary production rate (yield of a stand per unit time).		
PR	Production rate (yield of a plant per unit time).		
Pr	Precipitation (total falling		

تابع المختصرات الشائعة ورموزها ومعامل التحويل

Common Abbreviations, Symbols and Conversion Factors

	on a stand of plants).	Q_{Soil}	Energy conversion in the soil.
Pr_n	Precipitation reaching the ground beneath a plant canopy.	Q_{10}	Temperature coefficient of biochemical and physiological process.
π^*	Potential osmotic pressure.		
Φ	Quantum yield [mol O_2. $Einstein^{-1}$].	R	Transport or diffusion resistance.
Ψ	Water potential.	r_s	Stomatal diffusion resistance.
PWR	Permanent wilting percentage.		
Py	Pyruvate.	R	Gas constant ($R = 8.3$ J. K^{-1} . mol^{-1}).
P	Pico 10^{-12}		
P_i	Inorganic phosphate, H_3PO_4.	R	Respiration
PEP	Phosphoenolpyruvate.	R_d	Dark respiration.
3PG	3-Phosphoglycerate.	R_l	Respiration in the light .
pH	Hydrogen-ion concentration.	*RH*	Relative humidity.
phe	Phenylalanine.	RuBP	Ribulose-1,5–bisphosphate
pi	π, 3.1416	RuP	Ribulose-5-phosphate.
pK^1	- log K^1	RWC	Relative water content.
PPi	Inorganic pyrophosphate.	R	Gas constant, 8.314 J $mol^{-1}deg^{-1}$, 1.987 cal mol^{-1} deg^{-1}.
pro	Proline		
PRPP	5-Phospho-α-D-ribose,1-pyrophosphate.	rbc	Red blood cell
PS 1, PS 11	Photosystems 1 and11	RCF	Relative centrifugal force.
S	Sevedberg unit.	RER	Rough endoplasmic reticulum.
SEM	Scanning electron microscope.		
SER	Smooth endoplasmic reticulum.	rpm	Revolution per minute
		rDNA	Ribosomal DNA
ser	Serine	RNA	Ribonucleic acid
SV 40	Simian virus 40	rRNA	Ribosomal RNA
Q	Energy flow	RNAase	Ribonuclease
QE	Energy conversion associated with evaporation and condensation.	RNP	Ribonucleoprotein particle.
		s	Second; unit of time
Tr	Transpiration.	σ	Surface tension of water .
T	Tera, 10^{12}	*SLA*	Specific leaf area.
T	Thymine or thymidine	*t*	Time (point in time or duration).
TEM	Transmission electron microscope.	t	Ton (Metric: 1 t = 10^3 kg).
thr	Theronine	*T*	Temperature 9all temperature data in °C).
TLC	Thin-layer chromatography.		

تابع المختصرات الشائعة ورموزها ومعامل التحويل

Common Abbreviations, Symbols and Conversion Factors

TMP,TDP,TTP	Thymidine mono-,di-, and triphosphate.	τ	Matric pressure or potential.
TMV	Tobacoo mosaic virus	TCA	Tricarboxylic acids.
TPN+, TPNH	Same as $NADP^+$, NADPH.	TL_{50}	Temperature-stress lethality (the temperature at which 50% of plants are killed by heat or cold)
TPP	Thiamine pyrophosphate.	torr	Unit of pressure (1 torr = $1.33 \cdot 10^{-3}$ bar = a 1-mm column of Hg).
tRNA	Transfer RNA	W_{FC}	Water content of soil at field capacity.
Try	Tryptophan	W_{PWP}	Water content of soil at permanent wilting percentage .
tyr	Tyrosine	W_f	Fresh weight.
U	Uracil or uridine	W_s	Water content in saturated state.
UMP,UDP,UTP	Uridine mono-,di-,and triphosphate.	*WSD*	Water saturation deficit.
UVL	Ultraviolet light	yr	Year
v	Volt	z	Relative height or depth
val	Valine	=	Approximately equal to
UV	Ultraviolet radiation (<400nm).	>	Larger than
W	Watt; unit of power (1 W = 1 J . s^{-1}).	<	Smaller than
W	Weight		
W	Water use efficiency.		
W_{abs}	Quantity of water absorbed.		
W_{act}	Actual water content (when sample is taken).		
W_{av}	Available water.		
W_d	Dry weight.		

المراجع

REFERENCES

REFERENCES

1. Abd, E-A, and Krima M.G.D (2004). Stimulation effect of spermidine and stigmasterol on growth, flowering, biochemical constituents and essential oil of chamomile plant (*Chamomilla recutita* L., Rausch).Bulg. J. Plant Physiol., 30: 48-60.

2. Adam, A.G,and Jahan ,N. (2011). Effects of naphthalene acetic acid on yield attributes and yield of two varieties of rice (*Oryza sativa* L.).Bangladesh J. Bot., 40: 97-100.

3. Ahh A, Khalil M.K, and Farrag A.M (2002). Nitrate accumulation, growth,yield, and chemical composition of rocket (*Eruca sativa*) plant as affected by NPK fertilization, kinetin and salicylic acid. Ann. Agric.Sci., 47: 1-26 .

4. Afroz S, ; Mohammad F, ; Hayat S, and Siddiqui , M.H. (2005). Exogenous application of gibberellic acid counteracts the ill effect of sodium chloride in mustard. Turk. J. Bot., 29: 233-236.

5. Akter R (2010). Effect of naphthalene acetic acid (NAA) on growth, physiological and biochemical responses and yield attributes of maize (*Zea mays* L. var. Pacific 283). M. S. Thesis. Department of Botany, University of Dhaka, Dhaka.Alqasoumi .

6. Alqasoumi S,Al-Sohaibani M,AlHowiriny T, Al-Yahya M , Al-Yahya M, and Rafatullah,S. (2009). Rocket " *Eruca sativa* " : A salad herb with potential gastric anti -ulcer activity. World J. Gastroenterol., 15: 1958-1965 .

7. Apelbaum A, Camellakis ZN, Applewhite P.B, Kaur-Sawhney R, and Galston, A.W. (1988). Binding of spermindine to a unique protein in thin-layer tobacco tissue culture. Plant Physiol., 88: 966-998.

8. Bakalova, S.; Nikolova, A. and Nedeva, D.(2004). Isoenzyme profiles of peroxidase, catalase and superoxide dismutase as affected by dehydration stress and ABA during germination of wheat seeds. plant physiology 30:64-77.

9. Bareiszewski , J; Rattan , S.I.S.; Siboska ,G, and Clark , B.F.C (1999). Kinetin – 45 years on. Plant Sci., 148: 37-45.

10. Barillari J, Canistro D, Paolini M, Ferroni F, Pedulli GF, IORI R, and Valgimigli L (2005). Direct antioxidant activity of purified glucoerucin,the dietary secondary metabolite contained in rocket (*Eruca sativa* Mill.) seeds and sprouts. J. Agric. Food Chem., 53: 2475-2482.

11. Barnes JD, Balaguer L, Manrique E, Elvira S, and Davison AW (1992). Are appraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. Environ. Exp.Bot., 32: 85-100.

12. Barrachina AC, Garrido and DV, Romero DM, Mula MS, Carbonell FB,Sánchez FM, Ballesteros FR (2000). Polyamines: Biosynthesis,metabolism, and their role in ripening and postharvest handling offruits. Food Sci. Tech. Int., 6: 85-95.

13. Basu HS, Schwieteri HCA, Feuerstein BC, and Marton LJ (1990). Effect of variation in the structure of spermine on the association with DNA and the induction of DNA conformational changes. Biochem. J., 269:329-334.

14. Bennett RN, Mellon FA, Botting NP, Eagles J, Rosa EA, and Williamson , G.(2002). Identification of the major glucosinolate (4-mercaptobutylglucosinolate) in leaves of *Eruca sativa* L. (salad rocket).Phytochem., 61: 25-30.

15. Biemelt, S.;. Keetman U,. Mock, H. P and Grimm, B. (2000). Expression and activity of isoenzymes of superoxide dismutase in wheat roots in response to hypoxia and anoxia. Plant, Cell & Environment 23: 135- 144

31. Helaly , M.N.M. and A.M. Hanan EL-Hosieny (2011) . Combined effects between the genotypes and salinity on sweet orange during the developemental stages of its micropropagtion Res. J of Bot 6(2) : 38 – 57 .

32. Helaly , M.N.M. and A.M. Hanan EL-Hosieny (2007) . Effect of some growth ragulators on structure and growth behavior of stem shoot tip cultures of date palm *Phoenix dactylifra* , L.J. Agric . Sci. Mansoura Univ. 32 (13) : 9999 – 10018 .

33. Hirschi K.D (2004). The calcium conundrum. Both versatile nutrient and specific signal. Plant Physiol., 136: 2438-2442.

34. Hirschi , K.D (2004). The calcium conundrum. Both versatile nutrient and specific signal. Plant Physiol., 136: 2438-2442.

35. Jennifer Schoberer and Richard Strasser.(2011). Sub-Compartmental Organization of Golgi-Resident N-Glycan Processing Enzymes in Plants. Mol. Plant 4 (2): 220-228.

36. Kermode A.R (2005). "Role of Abscisic Acid in Seed Dormancy". J Plant Growth Regul 24 (4): 319–344.

37. Khan M.N, Siddiqui M.H, Mohammad F, Naeem M, (2005) Glucosinolate biosynthesis: Demonstration and characterization of the condensing enzyme of the chain elongation cycle in *Eruca sativa* . Phytochem., 65: 1073-1084.

38. Khan, M.N, Siddiqui , M.H, Mohammad, F, Naeem, M, Khan , M.M.A (2010).Calcium chloride and gibberellic acid protect lin seed (*Linum usitatissimum* L.) from NaCl stress by inducing antioxidative defence system and osmoprotectant accumulation. Acta . Physiol. Plant., 32:121-132.

39. Kopyra, M.; and Gwozdz. F. A. (2003) . Antioxidant enzymes in paraquat and cadmium resistant cell lines of horse radish, Biol. Lett., 401: 61- 69 .

40. Kohji Ohdan, Kazutoshi Fujii, Michiyo Yanase, Takeshi Takaha and Takashi Kurik. (2006). Enzymatic synthesis of amylase. Biocatalysis and Biotransformation. 24, (1-2) , 77-81

41. Kumar, S.; Mehta, U. J. and Hazra. S. (2008). Accumulation of cadmium in growing peanut (*Arachis hypogaea L.*) seedlings-Its effect on lipid peroxidation and on the antioxidative enzymes catalase and guaiacol peroxidase, J. Plant Nutr. Soil Sci., 171: 440- 447

42. Kusvuran, S.; Ellialtioglu. S. Sebnem, Yasar. F. and Fikret, A. Abak., (2012) Antioxidative enzyme activities in the leaves and callus tissues of salt-tolerant and salt-susceptible melon varieties under salinity, African J. Biotech., 113: 635- 641.

43. Lara Lombardi and Luca Sebastiani. (2005). Copper toxicity in *Prunus cerasifera*: growth and antioxidant enzymes responses of *in vitro* grown plants. Plant Science 168: 797–802.

44. Linda L Walling. (2006). Recycling or regulation? The role of amino-terminal modifying enzymes. Enzymes 9 : 227–233.

45. Ma, J., Jakowitsch, J., Maier, T.L., Bayer, M.G., Müller, N.E., Schenk, H.E.A. and Löffelhardt, W. (2001). ATP-citrate lyase of the glaucocystophyte alga *Cyanophora paradoxa* is a cytosolic enzyme: characterization of the large subunit at the cDNA and genome level. Mol. Gen. Genomics 266, 231–238.

46. Mattioli R, Costantino P, and Trovato M (2009). Proline accumulation in plants. Plant Signal. Behav., 4: 1016-1018.

47. Matysik J, Alia Bhalu B, and Mohanty P (2002). Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. Curr. Sci., 82: 525-532.

48. Maria Hrmova and Geoffrey B. Fincher. (2001). Plant Enzyme Structure. Explaining Substrate Specificity and the Evolution of Function. Plant Physiology. 125 (1) : 54-57

49. Mattioli R, Costantino P, Trovato M (2009). Proline accumulation in plants. Plant Signal. Behav., 4: 1016-1018.

50. Matysik J, Alia Bhalu B, and Mohanty, P. (2002). Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. Curr. Sci., 82: 525-532.

51. Meratan, A.; Ghaffari, S. and Niknam, V. (2009). *In vitro* organogenesis and antioxidant enzymes activity in *Acanthophyllum sordidum.* Biologia Plantarum 53: 5-10 .

52. Mittova, V. ; Volokita, M. Guy M. , and Tal, M. (2000). Activities of SOD and the ascorbate-glutathione cycle enzymes in subcellular compartments in leaves and roots of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii.* Physiologia Plantarum 110: 42-51.

53. Mohammed Amr El-Missiry. (2012). Biochemistry, Genetics and Molecular Biology » "Antioxidant Enzyme. Chapter 3. Ayşe Şen. Oxidative Stress Studies in Plant Tissue Culture. Istanbul University, Faculty of Science, Department of Biology, 34459, Vezneciler, Istanbul, Turkey .

54. Mok, QWS, and Mok, M (2001). Cytokinin metabolism and action. Ann. Rev.Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 52: 89-118.

55. Messiaen J, Cambier P, and Van Cutsem P (1997). Polyamines and Pectins(I) : Ion Exchange and Selectivity). Plant Physiol., 113: 387-395.

56. Miyazawa M, Maehara T, and Kurose K (2002). Composition of the essential oil from the leaves of *Eruca sativa*. Flav. Frag. J., 17: 187-190.

57. Nair, VD, Cheruth AJ, Gopi R, Gomathinayagam M, and Panneerselvam R(2009). Antioxidant potential of *Ocimum sanctum* under growth regulator treatments. Eur Asia J. BioSci., 3: 1-9.

58. Naser A. Anjuma, Iqbal Ahmada, Iram Mohmooda, Mário Pachecob, Armando C. Duartea, Eduarda Pereiraa, Shahid Umarc, Altaf Ahmadc, Nafees A. Khand, Muhammad Iqbal, M.N.V. Prasade. (2012). Modulation of glutathione and its related enzymes in plants' responses to toxic metals and metalloids—A review. Environmental and Experimental Botany 75: 307–324.

59. Nathalie Juge. (2006). Plant protein inhibitors of cell wall degrading enzymes. Trebds in plant science. 11: 359–367.

60. Niknam, V.; Razavi, N. Ebrahimzadeh, H. Sharifizadeh B. (2006). Effect of NaCl on biomass, protein and proline contents, antioxidant enzymes in seedlings and calli of two *Trigonella* species, Biol. Plant., 504: 591- 596.

61. Öpik, Helgi; Rolfe, Stephen A.; Willis, Arthur John; Street, Herbert Edward (2005). The physiology of flowering plants(4th ed.). Cambridge University Press. p. 191. ISBN 978-0-521-66251-2.

62. Oracz, K.; E. Bouteau, H. Farrant, M. , J. M Cooper, K. Belghazi, M. Job C., Job D., Corbineau F., Bailly, C. (2007). ROS production and protein oxidation as a novel mechanism for seed dormancy alleviation, The Plant Journal, 50: 452- 465

63. Osborne, Daphné J.; McManus, Michael T. (2005). Hormones, signals and target cells in plant development. Cambridge University Press. p. 158. ISBN 978-0-521-33076-3.

64. Pandolfi C, Pottosin I, Cuin T, Mancuso S, and Shabala S (2010). Specificity of polyamine effects on NaCl-induced ion flux kinetics and salt stress amelioration in plants. Plant Cell Physiol., 51: 422-434.

65. Patade, V. Y. ; Bhargava, S. Suprasanna, P. (2012) . Effects of NaCl and iso-osmotic PEG stress on growth, osmolytes accumulation and antioxidant defense in cultured sugarcane cells, Plant Cell Tiss Organ Cult.,108: 279- 286.

66. Paul E. Staswick, Bogdan Serban, Martha Rowe, Iskender Tiryaki, Marién T. Maldonado, Mitsa C. Maldonado, and Walter Suza. (2005). Characterization of an *Arabidopsis* Enzyme Family That Conjugates Amino Acids to Indole-3-Acetic Acid. The Plant Cell. 17 (2) : 616-627 .

67. Pohjanpelto P, and Holtta E (1996). Phosphorylation of okazaki-like DNA fragments in mammalian cells and role of polyamines in the processing of this DNA. EMBO J., 15: 1193-1200.

68. Rafatullah S, AlSheikh A, Alqasoumi S, Al-Yahya M, El-Tahir K, Galal A(2008). Protective effect of fresh radish juice *(Raphanussativus* L.)against carbon tetrachloride induced hepatotoxicity. Int. J.Pharmacol., 4: 1-5.

69. Rahnama, H. ; and Ebrahimzadeh, H.(2006). Antioxidant isozymes activities in potato plants (*Solanum tuberosum* L.) under salt stress, J. Sci. Islamic Rep. of Iran, 173: 225-230

70. Rainer E. Häusler, Heinz Josef Hirsch, Fritz Kreuzaler and Christoph Peterhänsel. (2002). Overexpression of C_4 cycle enzymes in transgenic C_3 plants: a biotechnological approach to improve C_3 photosynthesis. J. Exp. Bot. 53 (369): 591-607.

71. Ren H, Gao Z, and Chen L. (2007). "Dynamic analysis of ABA accumulation in relation to the rate of ABA catabolism in maize tissues under water deficit". J. Exp. Bot. 58 (2): 211–9 .

72. Ronan Sulpice, Sandra Trenkamp, Matthias Steinfath, Bjorn Usadel, Yves Gibon, Hanna Witucka-Wall, Eva-Theresa Pyl, Hendrik Tschoep, Marie Caroline Steinhauser, Manuela Guenther, Melanie Hoehne, Johann M. Rohwer, Thomas Altmann, Alisdair R. Fernie and Mark Stitt. (2010). Network Analysis of Enzyme Activities and Metabolite Levels and Their Relationship to Biomass in a Large Panel of Arabidopsis Accessions. The Plant Cell. 22 (8): 2872-2893 .

73. Roy, S.; Begum Y., Chakraborty A., and Raychaudhuri S. S., (2006). Radiation-induced phenotypic alterations in relation to isoenzymes and RAPD markers in *Vigna radiate* (L.) Wilczek, Int. J. Radiat. Biol., 8211: 823- 832

74. Ruth Grene Alscher, Neval Erturk and Lenwood S. Heath. (2002). Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. Exp. Bot. 53 (372): 1331-1341.

75. Sánchez, L.B., Galperin, M.Y. and Müller, M. (2000). Acetyl-CoA synthetase from the amitochondriate eukaryote Giardia lamblia belongs to the newly recognized superfamily of acyl-CoA synthetases (nucleoside diphosphate-forming). J. Biol. Chem. 275: 5794–5803.

76. Salisbury , F. B and C .W. Ross , (1978) . Plant Physiology . Wadsworth publishing Co . Inc . Belmont . California.USA .

77. Sen, S. Alikamanoglu, (2011).Effect of salt stress on growth parameters and antioxidant enzymes of different wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties on *in vitro* tissue culture, press. Environ. Bull., 20: 489- 495.

78. Sharifi, G.; and Ebrahimzadeh, H. (2010). Changes of antioxidant enzyme activities and isoenzyme profiles during *in vitro* shoot formation in saffron (*Crocus sativus* L.). Acta biologica Hungarica 61: 73-89 .

79. Shalini Verma, and Dubey R.S. (2003). Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. Plant Science. Volume 164: 645–655

80. Seidlová F, and Krekule J (1977). Effects of kinetin on growth of the apical meristem and floral differentiation in *Chenopodium rubrum* L. Ann.Bot., 41: 755-762.

81. Siddiqui MH, Al-Whaibi MH, and Basalah MO (2011). Interactive effect of calcium and gibberellin on nickel tolerance in relation to antioxidant systems in *Triticum aestivum* L. Protoplasma, 248: 503-511.

82. Siddiqui MH, Khan MN, Mohammad F, and Khan MMA (2008). Role of nitrogen and gibberellins (GA3) in the regulation of enzyme activities and in osmoprotectant accumulation in *Brassica juncea* L. under salt stress. J. Agron. Crop Sci., 194: 214-224.

83. Sotiropoulos, T. E.; (2007). Effect of NaCl and $CaCl_2$ on growth and contents of minerals, chlorophyll, proline and sugars in the apple rootstock M 4 cultured *in vitro*, Biol. Plant., 511: 177- 180 .

84. Srivastava, L. M. (2002). Classification of auxin related compopound ; Plant growth and development: hormones and environment. Academic Press. p. 140. ISBN 0-12-660570-X .

85. Stefan Bauer, Prasanna Vasu, Staffan Persson, Andrew J. Mort and Chris R. Somerville. (2006). Development and application of a suite of polysaccharide-degrading enzymes for analyzing plant cell walls. PNAS 103 (30) : 11417-11422

86. Sulpice R., Tschoep H., Von Korff M., Bussis D., Usadel B., Hohne M., Witucka-Wall H., Altmann T., Stitt M., and Gibon Y. (2007). Description and applications of a rapid and sensitive non-radioactive microplate-based assay for maximum and initial activity of D-ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Plant Cell Environ. 30: 1163–1175.

87. Swarup R, Perry P, and Hagenbeek D. (2007). "Ethylene upregulates auxin biosynthesis in Arabidopsis seedlings to enhance inhibition of root cell elongation". Plant Cell 19 (7):2186–2196 .

88. Swarup R, Perry P, and Hagenbeek , D. (2007). "Ethylene upregulates auxin biosynthesis in *Arabidopsis* seedlings to enhance inhibition of root cell elongation". Plant Cell 19 (7): 2186–2196 .

89. Taiz L, and Zeiger E (2010). Plant Physiology, 5Th Edition, Sinauer Associates, Sunderland, USA, P. 782.

90. Tassoni A, Antongenoni F, and Bagni N (1996). Polyamine binding to plasmamembrane vesicles from zucchini hypocotyls. Plant Physiol., 110:817-824.

91. Uzilday, B. ; Turkan, A.H. Sekmen, R. and Ozgur, H.C. Karakaya. (2012). Comparison of ROS formation and antioxidant enzymes in *Cleome gynandra* (C_4) and *Cleome spinosa* (C_3) under drought stress. Plant Science. 182 : 59-70.

92. Weier, Thomas Elliot; Rost, Thomas L.; and Weier, T. Elliot (1979).Botany: a brief introduction to plant biology. New York: Wiley. pp. 155–170. ISBN 0-471-02114-8.

93. Winter H., and Huber S.C. (2000). Regulation of sucrose metabolism in higher plants: Localization and regulation of activity of key enzymes. Crit. Rev. Plant Sci. 19: 31–67.

94. William S. Pierpoint (2004). The Extraction of Enzymes From Plant Tissues Rich in Phenolic Compounds. Protein Purification Protocols Methods in Molecular Biology Volume 244 : 65-74 .

95. Woodward, J . ; and Bennett, I. J. (2005). The effect of salt stress and abscisic acid on proline production, chlorophyll content and growth of *in vitro* propagated shoots of *Eucalyptus camaldulensis,* Plant Cell Tiss. Organ Cult.,82 :189- 200 .

96. Wu, F.; Zhang, G. and Dominy P., (2003). Four barley genotypes respond differently to cadmium: lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity. Environmental and Experimental Botany 50: 67- 78.

97. Xu, X. Y.; Shi, G. X. Wang, J. Zhang, L. L. and Kang Y. N.(2011).Copper-induced oxidative stress in Alternanthera *philoxeroides* callus,Plant Cell Tiss Organ Cult., 106: 243-251.

98. Yan J, Tsuichihara N, Etoh T, and Iwai S (2007). "Reactive oxygen species and nitric oxide are involved in ABA inhibition of stomatal opening". Plant Cell Environ. 30 (10): 1320–5.

99. Yang, Y. ; Shi, R. Wei, X. Fan, Q. and An L.,(2010). Effect of salinity on antioxidant enzymes in calli of the halophyte *Nitraria tangutorum* Bobr., Plant Cell Tiss Organ Cult., 102: 387- 395

100. Ye, X.S, Avdiushko ,S.A, and Kuc, J. (1994). Effect of polyamines on *in vitro* phosphorylation of soluble and plasma membrane proteins in *tobacco*, cucumber and *Arabidopsis thaliana* Plant Sci., 97: 109-118.

101. Yong In Kuk, Ji San Shin, Nilda R. Burgos, Tay Eak Hwang, Oksoo Han, Baik Ho Cho, Sunyo Jung and Ja Ock Guh. (2003). Antioxidative Enzymes Offer Protection from Chilling Damage in Rice Plants. Crop Science. 43. (6), : 2109-2117.

102. Youssef A.A, Aly, M.S, Abou ZEN, Iliey L, and Titiana S (2002). Effect of some growth substances on mass production and volatile oil yield of *Mentha piperita* E. "Bulgaro". Egypt J. Appl. Sci., 17: 610-623.

103. Zamora, P. Rasmussen, S. Pardo, A. Prieto, H. Zuniga, G. E. (2010) . Antioxidant responses of *in vitro* shoots of *Deschampsia* antarctica to polyethylene glycol treatment, *Antarctic* Scie., 222: 163-169 .

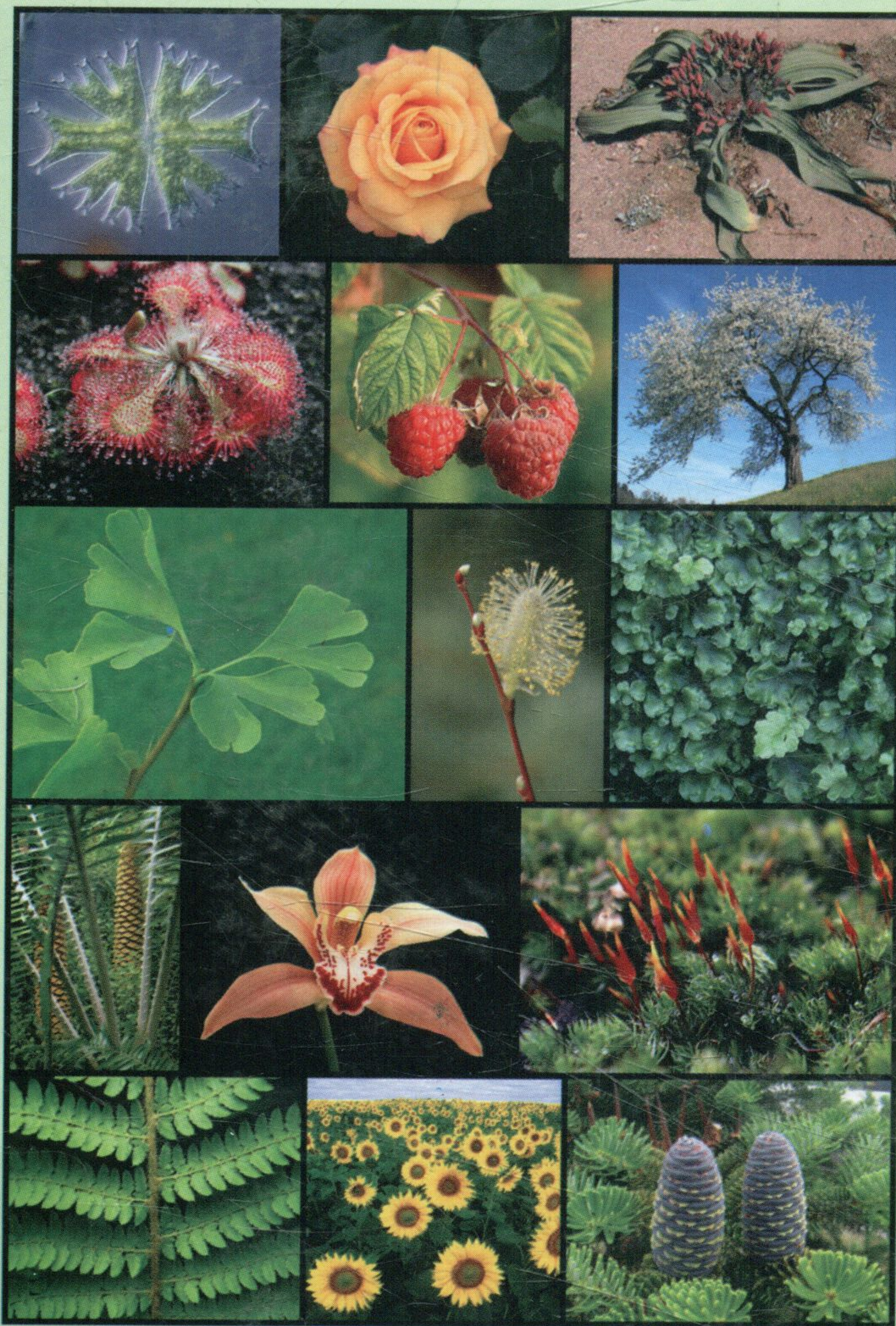
104. Zell M.B., Fahnenstich H., Maier A., Saigo M., Voznesenskaya E.V., Edwards G.E., Andreo C., Schleifenbaum F., Zell C., Drincovich M.F., and Maurino V.G. (2010). Analysis of *Arabidopsis* with highly reduced levels of malate and fumarate sheds light on the role of these organic acids as storage carbon molecules. Plant Physiol. 152: 1251–1262.

105. Zhao, X. Tan, H. J. Liu Y. B. Li, X. R. and Chen, G. X. (2009) Effect of salt stress on growth and osmotic regulation in *Thellungiella* and *Arabidopsis* callus, Plant Cell Tiss Organ Cult.,98: 97- 103

106. Zheng, G. ; Lv H. P., Gao, S. and Wang, S. R.(2010). Effects of cadmium on growth and antioxidant responses in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings, Plant Soil Environ., 5611: 508- 515

107. Zhu X.G., de Sturler E., and Long S.P. (2007). Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: A numerical simulation using an evolutionary algorithm. Plant Physiol. 145: 513–526.

108. Zhujun Zhu, Guoqiang Wei, Juan Li, Qiongqiu Qian and Jingquan Yu. (2004). Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). Plant Science. (167), 527–533.







MODERN BOOKSHOP